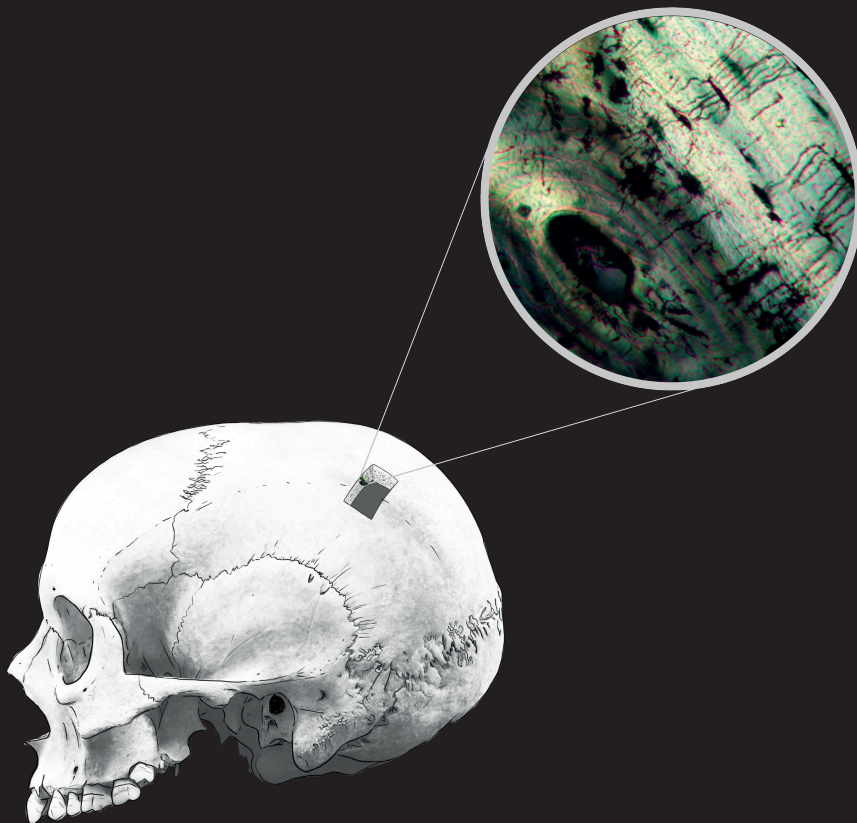




Universidad Autónoma
de Madrid

FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

Modelado y remodelado en los huesos del neurocráneo



Tesis Doctoral

Orosia García Gil

Madrid, 2021



Universidad Autónoma
de Madrid

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

Modelado y remodelado en los huesos del neurocráneo

Memoria para optar al Grado de Doctor presentada por

Orosia García Gil

Dirigida por

Oscar Cambra Moo

Madrid, 2021

*Somos
como esos viejos árboles
batidos por el viento
que azota desde el mar.*

*Hemos
perdido compañeros
paisajes y esperanzas
en nuestro caminar.*

*Vamos
hundiendo en las palabras
las huellas de los labios
para poder besar*

*tiempos
futuros y anhelados,
de manos contra manos
izando la igualdad.*

*Somos
como la humilde adoba
que cubre contra el tiempo
la sombra del hogar.*

*Hemos
perdido nuestra historia
canciones y caminos
en duro batallar.*

*Vamos
a echar nuevas raíces
por campos y veredas,
para poder andar*

*tiempos
que traigan en su entraña
esa gran utopía
que es la fraternidad.*

*Somos
igual que nuestra tierra
suaves como la arcilla
duros del roquedal.*

*Hemos
atravesado el tiempo
dejando en los secanos
nuestra lucha total.*

*Vamos
a hacer con el futuro
un canto a la esperanza
y poder encontrar*

*tiempos
cubiertos con las manos
los rostros y los labios
que sueñan libertad.*

*Somos
como esos viejos árboles.*

José Antonio Labordeta –Somos, 1984–

RESUMEN

El objetivo de esta tesis doctoral es el estudio de los patrones de modelado y remodelado de los huesos del neurocráneo a partir de la exploración histológica de restos osteoarqueológicos. El «cráneo» ha sido ampliamente estudiado en antropología física. Su variabilidad morfológica ha sido analizada por diferentes disciplinas relacionadas con el estudio de la biología humana, actual y fósil, tales como la biología del desarrollo o la anatomía comparada. Los modelos de crecimiento y desarrollo propuestos por Enlow en la década de los 60 asentaron las bases para el análisis de los procesos de modelado y crecimiento de los huesos craneofaciales. A nivel microscópico, sin embargo, los huesos del cráneo no han sido estudiados extensamente, sobre todo en comparación con otros elementos del esqueleto (p. ej. huesos largos). Por tanto, en esta tesis, se ha planteado el análisis de huesos del neurocráneo de individuos de diferentes grupos de edad, y su posterior comparación con otros huesos, como el húmero, con el objetivo de describir: (i) el estado de preservación de los restos óseos –macro y microscópico–; (ii) la variabilidad histomorfológica; (iii) la compartimentalización de la microestructura; (iv) los principios del modelado y remodelado histológico, así como del crecimiento y desarrollo de los huesos del neurocráneo. La muestra analizada en esta tesis está formada por 80 secciones histológicas pertenecientes a un número mínimo de 17 individuos de edades comprendidas entre perinatal y adulto joven, procedentes de tres colecciones arqueológicas. Los resultados del estado de preservación de los huesos muestran diferentes patrones de alteración según el contexto arqueológico de procedencia. Se observan diferencias entre el estado de preservación macro y microscópico, así como entre los distintos huesos, que apuntan a la posible influencia de diferentes factores extrínsecos como el tipo de enterramiento. Los resultados obtenidos del análisis de la histología ósea muestran cambios en la organización de los tejidos al aumentar la edad de los individuos. En este sentido, cabe resaltar la presencia de tejido lamelar avascular en las regiones ecto y endocraneales en la infancia, así como la existencia de una gran variación intracortical debida al modelado, por cambios en la compactación del tejido endóstico y la diploe, y por la acumulación de estructuras del remodelado secundario al avanzar la edad de los individuos. En cuanto al análisis de la compartimentalización de los huesos, los resultados permiten conocer en detalle la variación de la extensión de las

áreas mineralizadas y no mineralizadas en los diferentes individuos y huesos. Esto, a su vez, plantea la posibilidad de poder realizar inferencias sobre la estimación de la edad a partir de secciones histológicas de huesos parietales y húmeros. Por otra parte, el análisis de los compartimentos de los huesos refleja, en general, una mayor distribución del área mineralizada en la sección media externa. La propuesta de integración de los resultados de esta investigación en los principios del modelado y remodelado del neurocráneo, reflejan la importancia de la paleohistología en la comprensión del cambio microanatómico de los huesos, permitiendo aumentar así nuestro conocimiento sobre los huesos del neurocráneo.

PALABRAS CLAVE

Arqueobiología, estado de preservación, histotafonomía, destrucción focal microscópica, paleohistología, hueso lamelar, hueso endóstico, diploe, área mineralizada, vascularización.

ABSTRACT

The aim of this PhD dissertation is the study of the modelling and remodeling patterns of neurocranial bones through the histological analysis of osteoarchaeological remains. The «skull» has been widely studied in physical anthropology. Its morphological variability in fossil and living specimens has been analyzed in a variety of scientific disciplines within the biological sciences, including developmental biology and comparative anatomy. The developmental models proposed by Enlow during the 60' further established the foundations for the understanding of the growth and modelling processes that affect craniofacial bones. Hitherto, the microstructure of cranial bones have not been extensively studied yet, and most paleohistological research to date have focused on the analysis of long bones. In the present thesis, I have analyzed neurocranial bones belonging to different age groups and I have compared them with other skeletal elements, such as the humerus. The main objectives of the dissertation include the description and analysis of (i) the macro- and microscopic preservation state of the archeological remains under study; (ii) their histomorphological variability; (iii) their microscopic compartmentalization and (iv) the histological aspects of modelling, remodelling, growth and development of neurocranial bones. The sample studied comprises 80 histological thin sections belonging to a minimum of 17 individuals, which were aged from perinatal to young adult and excavated from three different archaeological sites. The results obtained from the analysis of the preservation state revealed differences related to the archaeological context, the degree of macro- and microscopic alteration and the kind of bone under analysis. Most taphonomic modifications were likely caused by different extrinsic factors, including the burial type. The results obtained from the histological analysis show changes in the bone tissue associated to the aging process. In this regard, the presence of avascular lamellar bone in the ecto- and endocranial regions of infant individuals is noteworthy. The increase in age is accompanied by intracortical modeling modifications, changes in endosteal and diploic tissues, and accumulation of secondary remodeling structures. Regarding the compartmentalization analyses, the results of this dissertation provided relevant information regarding the variation of the mineralized and non-mineralized areas in different individuals and bones. This, in turn, allowed age at death estimations from the histological sections obtained from the parietal and the humerus. The analysis of bone compartmentalization has also revealed that the

mineralized area is preferentially distributed within the external middle area of the bone. Generally, the findings of the present PhD thesis provide important insights into the understanding of the modelling and remodeling processes of neurocranial bones, and highlight the relevance of palaeohistology in this matter.

KEYWORDS

Bioarchaeology, preservation, histotaphonomy, microscopic focal destruction, bone histology, lamellar bone, endosteal bone, diploe, mineralized area, vascularization.

ÍNDICE

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. El cráneo ¿«un quebradero de cabeza»?	7
1.1.1. Términos	9
1.1.2. Clasificación y regiones del cráneo	12
1.2. Biología de los huesos del neurocráneo	17
1.2.1. Macro- y microestructura	17
1.2.2. Osteogénesis del neurocráneo	26
1.2.3. Teorías y modelos de crecimiento craneofacial	34
1.3. Arqueobiología. Prácticas y estudios de restos óseos	39
1.3.1. Importancia histórica del estudio del cráneo en antropología física	39
1.3.2. Avances hacia la arqueobiología	43
1.3.3. Preservación de los restos y alteraciones tafonómicas	45
1.4. Antecedentes. Estudios (paleo) histológicos del cráneo	53
1.4.1. Variación microestructural en la ontogenia	54
1.4.2. Métodos histológicos para la determinación de la edad	56
1.4.3. Identificación osteológica del origen de los huesos (humano vs. animal)	58
1.4.4. ¿Alteraciones? Histotafonomía y paleohistopatología	60
Capítulo 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	63
Capítulo 3. MATERIAL Y MÉTODOS	71
3.1. Información de los yacimientos	73
3.1.1. Osario de la iglesia de Santa María de la Soledad (Almansa, Albacete s. XII – XVIII)	73
3.1.2. Maqbara de San Nicolás (Murcia, s. XI – XIII)	75
3.1.3. Dolmen del Portillo de las Cortes (Aguilar de Anguita, Guadalajara, 5000 ± 30AP)	78
3.2. Muestra	80
3.2.1. Individuos seleccionados	80
3.2.2. Estudio antropológico	85
3.2.3. Selección de las áreas de hueso a estudiar	93
3.3. Preparación de láminas delgadas	97
3.3.1. Obtención de los bloques de hueso	97
3.3.2. Embutido y corte de las secciones	98
3.3.3. Medios de montaje histológicos	100
3.3.4. Pulido manual	101
3.4. Técnicas de microscopía y procesado de imágenes	102
3.4.1. Birrefringencia y microscopía de luz polarizada	102
3.4.2. Fotomontajes	104

3.4.3. Procesado de imágenes	105
3.4.4. Métodos de análisis estadísticos	105
3.4.5. Cálculo del error interobservador	106
3.5. Métodos de análisis de la preservación de los restos óseos	106
3.5.1. Análisis macroscópico	106
3.5.2. Análisis microscópico	109
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
Capítulo 4. PRESERVACIÓN DE LOS RESTOS ÓSEOS	115
4.1. Resultados	117
4.1.1. Estudio de la preservación en la colección osteológica de Almansa	117
4.1.1.1. Análisis macroscópico de los restos óseos de Almansa	118
4.1.1.2. Análisis microscópico de las secciones histológicas de Almansa	119
4.1.2. Estudio de la preservación en la colección osteológica de San Nicolás	127
4.1.2.1. Análisis macroscópico de los restos óseos de San Nicolás	127
4.1.2.2. Análisis microscópico de las secciones histológicas de San Nicolás	135
4.1.3. Estudio de la preservación en la colección osteológica del dolmen del Portillo de las Cortes	144
4.1.3.1. Análisis macroscópico de los huesos del dolmen del Portillo de las Cortes	144
4.1.3.2. Análisis microscópico del hueso parietal del dolmen del Portillo de las Cortes	145
4.2. Discusión	148
4.2.1. Influencia del contexto arqueológico en la preservación	148
4.2.2. Influencia de la variación interindividual en la preservación	151
4.2.3. Influencia de la variación intraindividual en la preservación	153
Capítulo 5. HISTOMORFOLOGÍA: tejidos y vascularización	157
5.1. Resultados	159
5.1.1. Histomorfología de los cráneos de la colección del osario de Almansa	160
5.1.1.1. Perinatal: hueso fibroso y organización trabecular	160
5.1.1.2. Cráneo niño, adolescente y adulto joven	163
5.1.1.3. Variación intraindividual: estudio del cráneo adulto	166
5.1.2. Histología del cráneo en diferentes grupos de edad de los individuos de San Nicolás	170

5.1.2.1. Análisis histológico de los huesos del cráneo de los individuos de San Nicolás	170
5.1.2.2. Análisis histológico de los húmeros de los individuos de San Nicolás	178
5.1.3. Análisis histológico de parietal de la colección del dolmen del Portillo de las Cortes	181
5.2. Discusión	183
5.2.1. Variabilidad histológica del neurocráneo entre individuos de diferentes grupos de edad	183
5.2.2. Diferencias entre los huesos a nivel intraindividual	188
5.2.3. Breve aproximación a las marcas de crecimiento óseo	191
Capítulo 6. COMPARTIMENTALIZACIÓN: cartografiando la microestructura	195
6.1. Resultados	197
6.1.1. Compartimentalización de los cráneos de la colección de Almansa	198
6.1.2. Compartimentalización de los restos óseos de la colección de San Nicolás	213
6.1.2.1. Compartimentalización de los huesos del neurocráneo	213
6.1.2.2. Compartimentalización de los húmeros de San Nicolás	219
6.1.3. Parietal de la colección del dolmen del Portillo de las cortes	221
6.1.4. Análisis de la covariación entre variables	223
6.2. Discusión	224
6.2.1. Variación de la compartimentalización entre los huesos del cráneo	224
6.2.2. Comparación entre los huesos del cráneo y húmeros	230
6.2.3. Inferencias de los datos de compartimentalización en el estudio del parietal del dolmen Portillo de las Cortes	232
Capítulo 7. DISCUSIÓN GENERAL: Patrones de crecimiento del neurocráneo	235
Capítulo 8. CONCLUSIONES	251
Capítulo 9. REFERENCIAS Y BIBLIOGRAFÍA	259
Capítulo 10. ANEXOS	305
Capítulo 11. AGRADECIMIENTOS	319



Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

1.1 EL CRÁNEO

¿Un «quebradero de cabeza»?

«—No ha muerto nadie. ¿Cómo se mata a una idea? ¿Cómo se mata a la personificación de una acción?

—¿Entonces qué ha muerto? ¿Por quién lloráis?

—Un punto de vista.»

(*Sandman: El Velatorio*, Neil Gaiman, 1995)

«**El cráneo**». Es posible que podamos afirmar que el cráneo es la unidad anatómica más estudiada, no solo del ser humano actual, sino también de los homínidos y del resto de vertebrados. En 1937, el británico Gavin Rylands de Beer (1899-1972), afamado embriólogo evolutivo, indicó que proporcionar una lista de los investigadores que habían abordado —hasta la fecha— el estudio de los huesos del cráneo humano, en alguno de sus aspectos, requeriría una bibliografía tan extensa como la referida al resto de vertebrados (de Beer, 1937). La fascinación por el cráneo humano en el ámbito científico no alberga dudas. Es notable el interés que despierta en diversas disciplinas, tanto en anatomía, fisiología, paleoantropología, antropología y etnología.

Desde un punto de vista antropológico y paleoantropológico, se considera el cráneo como la estructura anatómica más importante y compleja, siendo un elemento clave para entender la evolución humana, gracias a los restos fósiles o arqueológicos que forman vestigios únicos de las poblaciones pretéritas. Esta complejidad debe ser comprendida a partir de un enfoque amplio, desde la osteogénesis a nivel morfológico y evolutivo, ya que, hasta formarse el cráneo adulto, se mantiene un crecimiento coordinado entre diversas estructuras óseas y elementos no esqueléticos. Su particular importancia se relaciona estrechamente con su vinculación directa con el encéfalo —rodeándolo y protegiéndolo— y, por tanto, se le ha relacionado históricamente con las funciones cerebrales, entre ellas la inteligencia (Ubelaker, 2014). Hay que considerar además que la cabeza, la cual alberga

al cráneo, es una de las principales vías de entrada de partículas y estímulos al organismo, ya sean de información sobre el entorno, nutricionales o sensoriales. Es por ello que la complejidad de la estructura del cráneo se vincula con el amplio rango de funciones críticas con las que tiene relación, albergando y protegiendo diversos órganos y sistemas. En él se ubica, además del encéfalo, parte del aparato respiratorio, fonador y digestivo – que interviene en la masticación y deglución de los alimentos–; órganos sensoriales – como la visión, olfato, gusto, audición y parte del tacto–; y somatosensoriales como la propiocepción, el equilibrio, nocicepción y la termorregulación (Lieberman, 2011; White *et al.*, 2011).

El estudio de la estructura del cráneo en restos actuales, arqueológicos o fósiles ha sido ampliamente abordado. En el ámbito de la evolución humana y debido a la escasez e importancia de estos restos, se le atribuye una gran relevancia al estudio de la morfología del esqueleto craneofacial, constituyendo una de las fuentes de información más utilizadas hasta la actualidad (Martínez-Maza *et al.*, 2006; Lieberman, 2011). A través de la anatomía comparada de *H. sapiens* con otros homínidos fósiles y primates actuales, se puede señalar que algunas de las mayores diferencias morfológicas se encuentran localizadas en estructuras posicionadas por encima del cuello (Lieberman, 2011). En homínidos bípedos la cabeza se sitúa en la parte más elevada del esqueleto sobre la columna vertebral articulada sobre «el atlas» (Testut y Latarjet, 1978), epónimo con el que se designa a la primera vértebra cervical (C1), y que fue adoptado en alusión al titán de la mitología griega que en un sentido figurativo sostendría «el mundo craneal» (Duque-Parra *et al.*, 2019).

Si se consideran algunos cambios adaptativos en la evolución de los homínidos –como la encefalización, los cambios en el aparato masticador, la posición y la marcha bípeda–, se observa que dichas modificaciones suponen la reorganización de diversos componentes craneales que comparten espacio y estructuras y que crecen y se desarrollan conjuntamente a lo largo del ciclo vital –desde el embrión al adulto– (Lieberman, 2011). Algunos de estos cambios evolutivos han implicado la modificación del plano de visión horizontal, conllevando también cambios en el grado de flexión de la base del cráneo, del ángulo, de la posición del *foramen magnum* y de las órbitas. Otro cambio asociado sería el de la proyección facial, con modificaciones a nivel del aparato masticador y la disminución del tamaño de las piezas dentales (Lieberman, 2011).

1.1.1. Términos

El estudio de los huesos del cráneo, como es el caso de la presente tesis que tiene como finalidad su estudio microanatómico –histología y configuración espacial de los tejidos mineralizados y no mineralizados–, requiere de la revisión de fuentes bibliográficas de diferentes disciplinas. Si se parte de una aproximación ontogenética, es necesario comprender los diferentes procesos implicados en la morfogénesis, en la osificación, en el crecimiento y en el desarrollo. Muchas de las investigaciones a nivel embriológico se realizan en modelos animales, por lo que es necesario conocer la anatomía para la correcta comparación de las estructuras óseas homólogas entre diferentes especies. Esto nos permitirá plantear una visión filogenética, para intentar comprender así la estructura de los huesos desde una perspectiva evolutiva.

Gran parte de las investigaciones que abordan el desarrollo embriológico del cráneo humano tienen fines biomédicos como, p. ej., el estudio de anomalías del desarrollo, la reconstrucción craneofacial o los injertos o implantes óseos. Así, el *pool* de conocimientos puede tener un origen muy diverso y cada aportación puede ayudar a comprender cómo se conforma esta estructura particularmente compleja. Con ello nos encontramos ante un escenario que puede resultar ciertamente confuso, ya que los términos y las divisiones propuestas de las partes del cráneo están llenas de inconsistencias entre disciplinas, entre autores y entre idiomas. Por ello, se ha considerado necesario –después de muchos «quebraderos de cabeza» intentando establecer paralelismos– comenzar clarificando ciertos aspectos a este respecto, ya que ayudará a la comprensión posterior de procesos o clasificaciones derivadas del cráneo y del esqueleto, con significados anatómicos, embriológicos, osteogénicos, o evolutivos.

En estudios de osteología y paleontología, el vocabulario utilizado referente a los huesos o a los puntos métricos y no métricos es fundamental (White *et al.*, 2011) para poder establecer comparaciones, homologías y analogías de estructuras entre individuos o entre especies. En el estudio del esqueleto resulta habitual su división en dos apartados: el cráneo por un lado y el esqueleto poscraneal por otro (Campillo y Subirà, 2004; Kardong, 2019). Cuando nos planteamos abordar un estudio sobre huesos del cráneo nos encontramos ante una primera encrucijada de matiz terminológica, que parte de la consideración más básica: ¿Qué entendemos por cráneo? ¿Qué huesos lo conforman? ¿En qué regiones se divide?

En la literatura, tanto histórica como contemporánea, nos encontramos con diversos términos utilizados frecuentemente –cráneo, calvaria, calota, bóveda craneal, base del cráneo, neurocráneo, esplacnocráneo, viscerocráneo–, sin que exista una correspondencia general entre el uso que se hace de los términos y los huesos que lo conforman, sea entre autores o entre diferentes disciplinas –anatomía comparada, osteología humana, embriología, filogenia, biología del desarrollo o evolución– (de Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Campillo y Subirà, 2004; White *et al.*, 2011; Kawasaki y Richtsmeier, 2017; Kardong, 2019). Por ello, es frecuente encontrar una introducción aclarando y concretando qué términos se van a utilizar, referentes a los huesos craneales. En este sentido, podemos encontrar afirmaciones como: «*The term “skull” suffers from common misuse. (...) It is worthwhile to review the proper use of cranial terminology* (White *et al.*, 2011, p. 51)»; «*Be prepared for slightly different meanings in the literature* (Kardong, 2019, p. 241)»; «El cráneo (...) comprende todos los huesos de la cabeza, pero en ocasiones se presta a confusión (Campillo y Subirà, 2004, p. 24)» (entre otros, pueden encontrarse referencias similares en: Cunningham y Robinson, 1918, p. 115; Gray y Lewis, 1918, pp. 128-129; Morris y Jackson, 1933, pp. 105-106; Aiello y Dean, 2002, pp. 33-34; Knüsel, 2014, p. 35; Kawasaki y Richtsmeier, 2017, pp. 55-56).

A esta ambigüedad se suma, de manera inevitable, las diferencias heredadas de las traducciones y divergencias entre idiomas. Boulestin (2015), en un artículo intencionalmente titulado “*Conservation du crâne et terminologie: pour en finir avec quelques mots de tête!*” reflexiona sobre esta anarquía terminológica en la que ha derivado el uso de los términos entre disciplinas, analizado desde la perspectiva de la antropología francófona. Boulestin (2015) señala que durante los s. XVIII y XIX no hubo grandes diferencias en el uso de los términos relativos al cráneo –*cranium*, *calvarium*, *calvaria* o *calva*– siendo utilizados de manera equivalente en Francia y en Inglaterra. Este autor identificó dos corrientes que pudieron propiciar la divergencia del uso de los términos. Por un lado, entre las disciplinas anatómicas se extendió y consensuó el uso de los términos que procedían de la etimología latina, consecuencia de la gran difusión que tuvo la obra del alemán Rudolf Martin (1928) (citado en Boulestin, 2015); por otro lado según analiza Boulestin, fueron los antropólogos los principales desencadenantes de la ambivalencia terminológica, debido, posiblemente, a la introducción de la antropometría en el ámbito de la anatomía descriptiva, impulsada por el auge de los estudios craneométricos de mediados del s. XIX y la necesidad de clasificar los restos cefálicos. Estas investigaciones parecen haber dado origen a una nomenclatura y a un vocabulario

propio, sin estar en concordancia con los términos (clásicos) anatómicos en uso. De esta manera, Boulestin señala que, debido al auge de la craneología con autores destacados como Paul Broca en Francia y Joseph Barnard Davis en Inglaterra, los diferentes términos relativos al cráneo –en el sentido de cabeza ósea– empezaron a ser difundidos en la literatura de manera prácticamente paralela en el tiempo, utilizando nomenclaturas sinónimas en sus respectivas lenguas. En el caso de la antropología física la situación puede considerarse análoga para el castellano, bajo la influencia directa de la corriente investigadora francesa, ya que en la actualidad podemos encontrar la misma ambigüedad en el uso de estos términos (Campillo y Subirà, 2004).

Es importante ser concisos con el vocabulario utilizado para poder trabajar con coherencia y rigor científico, empleando un lenguaje anatómico y antropológico correcto. Con este propósito, se consensuó la Terminología Anatómica (TA), establecida por el Comité Federal de Terminología Anatómica–FCAT, del inglés *Federal Committee on Anatomical Terminology*–, publicada en 1998. La TA recoge, revisa y actualiza la anterior *Nomina Anatómica* creada en 1950, ordenando los términos latinos válidos y vinculándolos a los términos anglosajones equivalentes. La traducción al español de la «nómina latina», promovida por la Sociedad Anatómica Española (SAE, 2001), mantiene también los términos anglosajones considerando su amplio uso en la literatura. En la práctica puede interpretarse que en cada país prima la tendencia del uso de la terminología vernácula con determinados nombres consagrados por el uso habitual. Sin embargo, en la práctica, esta nomenclatura anatómica internacional no es utilizada de manera sistemática en el ámbito científico general (Campillo y Subirà, 2004). Para intentar mantener cierta coherencia a lo largo de este texto, se incluirán entre corchetes los términos de la TA para los huesos o elementos óseos más destacados.

La morfología del cráneo es el resultado de la combinación de diferentes trayectorias filogenéticas modificándose muy variadamente –desde peces hasta mamíferos– dependiendo de las demandas adaptativas de los organismos. En la especie humana (*Homo sapiens*) el cráneo –[*cranium*]¹, del latín casco o yelmo– o cabeza ósea, estará compuesto –en un individuo adulto– por un mosaico de unos 22 huesos unidos por uniones fibrosas, las suturas, que mantienen ensamblados los huesos en una estructura armoniosa (Kardong, 2019). La mandíbula (impar) a todos los efectos también se incluye

¹ Según la RAE: del b. lat. *cranium*, y este del gr. *κρανίον kraníon*, dim. de *κράνος krános* casco, yelmo. REAL ACADEMIA ESPAÑOLA: *Diccionario de la lengua española*, 23.ª ed., [versión 23.3 en línea]. <<https://dle.rae.es>> [10/12/2018].

en el estudio del cráneo y, por lo tanto, bajo la denominación «cráneo» se incluirán tanto uno como la otra, así como el resto de huesos móviles relacionados. Entre estos huesos se incluyen los osículos (pares) del oído medio –yunque, martillo y estribo–, localizados en el interior de la cavidad timpánica. El [hueso hioides] (impar), también puede ser considerado parte del cráneo, ya que es un elemento intermediario entre el cráneo y el esqueleto poscraneal. Si bien no es un hueso articulado se encuentra suspendido o unido a la base del cráneo –a la apófisis estiloides del temporal– y en él se anclan un gran número de músculos y ligamentos. Además, su asociación al cráneo se fundamenta en su historia evolutiva, al derivar de los arcos branquiales o faríngeos, relacionado con las branquias de peces primitivos (White *et al.*, 2011; Kardong, 2019).

Hay que considerar que el número de huesos totales en el cráneo humano es variable, ya que el recuento puede cambiar dependiendo de la edad del individuo. Durante el desarrollo se producen una serie de eventos que implican la fusión de suturas entre huesos craneales y presentan una variabilidad poblacional diversa respecto a la edad de fusión, aunque en algunos casos pueden permanecer sin cerrar o fusionar tempranamente por determinadas anomalías del desarrollo. Además, con el transcurso de los años, en la etapa adulta puede tener lugar la sinostosis, parcial o total de las suturas. También es frecuente la aparición durante el desarrollo de ciertos huesos, denominados suturales, *wormianos* o supernumerarios muy variables en número, tamaño y posición, que pueden desaparecer con los años, al igual que las suturas, fusionándose con los huesos colindantes (Testut y Latarjet, 1978; Campillo, 1992; Campillo y Subirà, 2004; White *et al.*, 2011; Cunningham *et al.*, 2016a). Evolutivamente, la unión de los huesos implica una ausencia de movimiento craneal (*akinesis*) entre la región maxilar y el neurocráneo–, que se da en los mamíferos y en otros grupos animales como anfibios modernos, tortugas o cocodrilos (Kardong, 2019).

1.1.2. Clasificaciones y regiones del cráneo

En el siguiente apartado se realizará una breve síntesis de las diferentes clasificaciones utilizadas en el estudio del cráneo, identificando los diversos enfoques a partir de los cuales se fundamentan para intentar clarificar la implicación que conlleva el uso de cada término: antropológico, referente a localización anatómica y funcional, o morfológico, considerando la osteogénesis y aspectos filogenéticos.

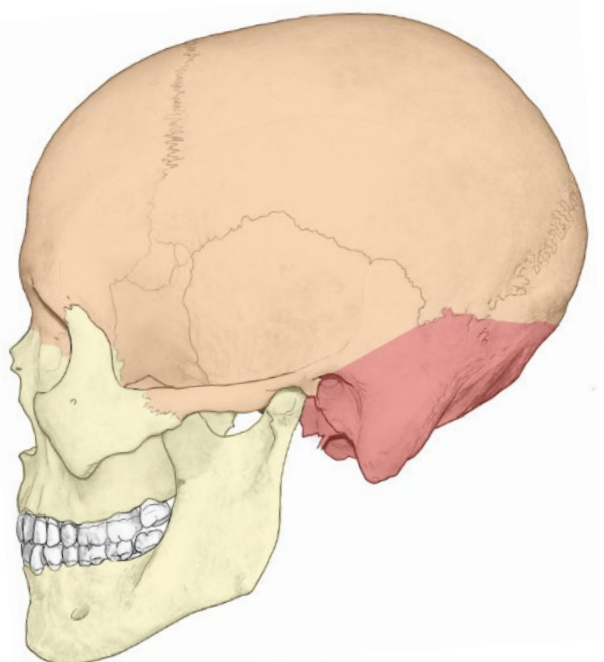
• Clasificación anatómica y funcional

En trabajos realizados desde la antropología u osteología humana, el cráneo se divide comúnmente en dos unidades: el **esplacnocráneo**, el esqueleto facial, también frecuentemente llamado «viscerocráneo» [*viscerocranium*], y el neurocráneo [*neurocranium*], el cráneo cerebral. Estas dos regiones están definidas funcionalmente, por su localización anatómica y por su asociación con tejidos blandos y otras estructuras.

El **esplacnocráneo** (Fig. 1.1, en amarillo) se corresponde con el esqueleto craneofacial que conforma la cara. Está vinculado y rodea a estructuras tales como los ojos, la lengua, la faringe y los dientes, entre otras. Es considerada una de las regiones más complejas, variable y evolutivamente, ya que presenta una alta integración de las estructuras que reflejan las diferentes formas de alimentación en vertebrados (Lieberman, 2011). Su nombre *esplacno* –derivado del griego *splagkhnon* que significa víscera–, hace referencia a su localización en la sección anterior de la cavidad orofaríngea (Kawasaki y Richtsmeier, 2017). Lieberman (2011) apunta que el término esplacnocráneo denotaría la región de la cara durante el desarrollo embrionario, mientras que en etapas posteriores fetales y posnatales también recibe el nombre de viscerocráneo. Originariamente, como expone Dart (1922), el término «visceral» –perteneciente a las vísceras, latinizado *visceralis*– habría evolucionado de la derivación de los arcos branquiales en arcos viscerales, correspondiendo a la cavidad visceral de la cabeza. En este sentido, el vocablo «visceral» se habría afianzado firmemente en la literatura osteológica, ya que permitiría establecer una conveniente distinción entre los elementos esqueléticos evolucionados, en apariencia, por la adaptación del tubo digestivo y a sus requerimientos (viscero-cráneo). El resto del cráneo, por otra parte, se habría adaptado vinculado a los órganos de los sentidos y al tubo neural (neuro-cráneo). Dart (1922) señala, además, que el uso del término esplacno en embriología –denominado por Dart como *splanchnic*–, no estaría correlacionado de ninguna manera con el anterior término, «visceral». Así mismo, el concepto de que el cráneo «visceral» surgiría de la idea de compartir linaje embrionario con las paredes del tracto digestivo –a partir de las placas laterales del mesodermo– sería considerado erróneo, ya que los estudios recientes indican un linaje diferente, a partir de la cresta neural (Kardong, 2019) (cuestión que será abordada en el apartado 1.2.2).

El **neurocráneo**, por su parte, representará los huesos que rodean y encierran el encéfalo –cráneo cerebral o caja craneal–. En el humano adulto, el neurocráneo está

formado por ocho huesos. Cuatro de ellos son impares y se sitúan en la línea media, en orden anteroposterior: frontal, etmoides, esfenoides y occipital. Los otros huesos son pares y simétricos: parietales (mediales) y temporales (laterales) (Campillo y Subirà, 2004). Esta región suele dividirse a su vez en dos unidades: la **calvaria** [*calvaria*] o **bóveda craneal**, y la **base del cráneo** [*basis cranii*] (Fig. 1.1, en naranja y rojo respectivamente). La bóveda craneal estará conformada por el frontal, los parietales, la escama del occipital; y lateralmente por la escama de cada temporal y las alas mayores del esfenoides (Campillo y Subirà, 2004; Lieberman, 2011).



Neurocráneo

- **Bóveda craneal**
- **Base del cráneo**

Esplacnocráneo

Dermoesqueleto (exo-)

- **Dermatocráneo**

Endoesqueleto

- **Condrocráneo**
- **Esplacnocráneo**

Figura 1.1. Cráneo adulto en vista lateral izquierda mostrando sus divisiones. Anatómica: neurocráneo, dividido en bóveda craneal en naranja, y base del cráneo en rojo; y esplacnocráneo, en amarillo. Morfológica: dermoesqueleto, dermatocráneo en naranja; y endoesqueleto, dividido en condrocráneo en rojo y esplacnocráneo en amarillo. (Imagen del cráneo realizada tomando como referencia el cráneo adulto AL20021, y mandíbula redibujada de Morris y Jackson (1921)).

Un inconveniente de utilizar una clasificación como esta, que define unidades o regiones anatómicas, es la contrariedad que surge al intentar clasificar ciertos huesos, ya que pueden formar parte de varias unidades simultáneamente. Esto ocurre, p. ej., con el esfenoides, que forma parte tanto de la bóveda, de la base del cráneo, como del esplacnocráneo (Morris y Jackson, 1933; Campillo y Subirà, 2004; Kawasaki y Richtsmeier, 2017). También ocurre con el hueso occipital y los temporales que forman parte de la calvaria y base del cráneo. Por una parte, hay que considerar que algunos huesos no mantienen su unidad individual a lo largo de toda la ontogenia. Kardong (2019) se refiere a estos huesos como huesos compuestos, ya que durante el desarrollo

embrionario se originan a partir de varios centros de osificación que fusionarán entre sí en diferentes momentos del desarrollo. Esto estará también relacionado con la derivación filogenética de los huesos entre diferentes especies, ya que, los huesos pueden no permanecer espacialmente en la misma posición entre diferentes grupos de vertebrados – como el hueso interparietal, denominado escama del occipital–, por lo que la homología de huesos entre diferentes especies puede no resultar evidente.

- **Clasificación morfológica**

En estudios de anatomía comparada de vertebrados y en paleontología suele utilizarse otro sistema de clasificación, que divide el cráneo en tres unidades –esplacnocráneo, condrocráneo [*chondrocranium*] y dermatocráneo [*desmocranium*]–. Este sistema considera que cada uno tiene un origen ontogenético y filogenético separado (Cunningham *et al.*, 2016b; Kawasaki y Richtsmeier, 2017; Kardong, 2019), ya que integra información evolutiva –derivada de la clásica distinción de endoesqueleto y exoesqueleto– y referente a la osteogénesis y al desarrollo de los huesos.

El **esplacnocráneo**, al igual que en el anterior caso, aparece referido en esta clasificación también como viscerocráneo, esqueleto faríngeo o facial y términos derivados (Kawasaki y Richtsmeier, 2017). Es considerado una de las estructuras más primitivas de los cordados y en vertebrados actúa, generalmente, como soporte de las branquias y de fijación de músculos respiratorios, evolucionando en estructuras más complejas para contribuir en la formación de las mandíbulas o en el aparato hioideo en gnathostomados (Kawasaki y Richtsmeier, 2017; Kardong, 2019).

El **dermatocráneo** [*desmocraneo*] está compuesto por huesos derivados del mesénquima de la dermis, formados mediante osificación directa e intramembranosa. Filogenéticamente derivan de las armaduras óseas tegumentarias de peces primitivos –ostracodermos– (Kardong, 2019).

El **condrocráneo** por su parte está formado por cartílago o hueso endocondral. En elasmobranquios –como los tiburones– se encuentra expandido y desarrollado, de manera que soporta y protege el cerebro alojado en su interior (Kardong, 2019). Sin embargo, en la mayoría de los vertebrados correspondería a una estructura transitoria, principalmente embrionaria, que actuaría como almacén para el cerebro en desarrollo dando soporte a las capsulas sensoriales (de Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Cunningham *et al.*, 2016b; Kardong, 2019). La base del cráneo suele aparecer referida como

condrocráneo, ya que se origina a partir de osificación endocondral –generando un molde precursor cartilaginoso, para establecer la forma y la posterior osificación– (Lieberman *et al.*, 2000).

Esta clasificación morfológica conlleva una distinción filogenética relacionada con la diferenciación clásica entre **endoesqueleto** –que en el cráneo se corresponde con el condrocráneo y el esplanocráneo– y el «exoesqueleto» –para el dermatocráneo– (Kawasaki y Richtsmeier, 2017; Kardong, 2019), como los dos linajes esqueléticos que han triunfado en la evolución de los vertebrados (Hirasawa y Kuratani, 2015). Los huesos del «exoesqueleto» –huesos dérmicos– procederían del tegumento, es decir, el tejido óseo se diferenciará en vinculación con la dermis formándose en contacto con el ectodermo epitelial (Hall, 2015; Kawasaki y Richtsmeier, 2017), mediante un proceso de osificación intramembranosa. Corresponden al «exoesqueleto» –dermatocráneo– las escamas dérmicas, así como tejidos con alto contenido en queratina formados a partir de la epidermis (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Kardong, 2019). Filogenéticamente, los huesos dérmicos se originarían a partir de las armaduras tegumentarias de los peces agnatos –ostracodermos, cuyo origen se localiza en el Ordovícico, hace 500 millones de años (Ma)–. Con la evolución de los vertebrados en taxones derivados se observa como algunos huesos pasaron a formar parte del endoesqueleto (del condrocráneo / base del cráneo y esplanocráneo) formando estructuras compuestas (Kardong, 2019).

Esta distinción no está exenta de discordancia ya que autores como de Ricqlès (1975), señalan que la distinción entre endoesqueleto y «exoesqueleto» sería en cierta forma artificial, ya que consideraría únicamente el origen de desarrollo de los huesos y no las posteriores osificaciones (intramembranas) del desarrollo y crecimiento (aspecto que se expondrá en mayor detalle en el apartado 1.2.2). En relación con estos términos, Francillon-Vieillot *et al.* (1990) señalan que el término «exoesqueleto» no sería correcto y debería evitarse su utilización para denotar a los elementos superficiales mineralizados del esqueleto de vertebrados, proponiendo en su lugar la utilización del término «**dermoesqueleto**» –que incluirá los huesos derivados de la dermis, los dientes o tejidos derivados, así como placas o escamas óseas–. De esta manera, el uso del término «exoesqueleto» en vertebrados debería restringirse a aquellas estructuras queratinizadas, no-mineralizadas, diferenciadas por encima de la dermis –como cuernos, garras o uñas– (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

También se pueden establecer otras distinciones de las regiones del cráneo: a partir de su origen embrionario –considerando los diferentes linajes celulares de los que deriva el mesénquima del que se formará el hueso–, y según los modos de osificación –osificación directa intramembranosa o endocondral, a partir de un molde de cartílago–, que serán abordadas en el apartado 1.2.2, referente a la osteogénesis de cráneo.

1.2 Biología de los huesos del neurocráneo

«The notion that Haversian systems represent a structural "unit" of bone is erroneous and has done much to confuse workers in interpretations of bone structure and growth»

(Enlow, 1968, p. 12)

1.2.1. Macro- y microestructura

El hueso es uno de los tejidos mineralizados en vertebrados que, junto con el cartílago, la dentina y el esmalte confiere dureza y fortaleza a la estructura debido a la precipitación de minerales inorgánicos poco solubles en la matriz celular –en un proceso denominado biomineralización–. En mamíferos, los tejidos mineralizados comparten una composición química básica en su matriz extracelular compuesta por fibras de colágeno, un mineral de fosfato de calcio (hidroxiapatita, HAp) y agua en proporciones variables –a excepción del esmalte, que presenta una porosidad muy reducida y un bajo contenido orgánico– (Kendall *et al.*, 2018). Los tipos de tejidos mineralizados se diferenciarán en el modo de crecimiento y en su microestructura (Currey, 2008; Kendall *et al.*, 2018), distinguiéndose a nivel celular o tisular por la naturaleza de sus células –osteoblastos, osteocitos y osteoclastos para el hueso– y por la estructura de la matriz extracelular producida por dichas células (Hall, 2015).

El análisis de la forma orgánica puede ser planteado en varios niveles de organización biológica establecidos de manera ordenada y jerárquica: a nivel macroscópico es decir, observado a simple vista desde el organismo a los sistemas y órganos; y a un nivel microscópico, lo que permite observar estructuras demasiado pequeñas para ser estudiadas a ojo desnudo, del tejido a la célula y a las moléculas (Audije-Gil *et al.*, 2017a).

El término «hueso» puede connotar diferentes conceptos relacionados también con la magnitud o escala desde la que se considere: anatómicamente como órgano, como tejido que compone cada hueso, y químicamente, por las moléculas orgánicas y minerales características del tejido (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Es por ello que la organización de su estructura se puede analizar a diferentes escalas o niveles de integración. De esta forma, Francillon-Vieillot *et al.* (1990) sugieren una aproximación en cuatro niveles u órdenes basados en el trabajo de Peterson (1930) (citado en Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Huttenlocker *et al.*, 2013), que permiten relacionar la escala de observación con las unidades estructurales que caracterizan cada nivel biológico (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Niveles de organización del hueso (adaptado de Francillon-Vieillot *et al.* (1990), integrando las escalas de Hamed *et al.* (2012) y Hamed y Jasiuk (2013).

Nivel estructural	Nivel de integración	Magnitud	Estructuras características	Escala	Magnitud
1.º orden	Anatómico	1 mm - 1 m	Morfología general Hueso compacto y esponjoso	Macro	> 10 mm
				Meso	10 mm - 500 μ m
2.º orden	Histológico	100 μ m - 1 mm	Organización de trabéculas Tamaño y número de canales vasculares Estructura matriz	Micro	500 - 10 μ m
				Sub-micro	1 - 10 μ m
3.º orden	Citológico	1 μ m - 100 μ m	Detalles celulares y de la matriz	Nano	< 1 μ m
4.º orden	Molecular	10 nm - 10 μ m	Organización fisicoquímica de los componentes orgánicos y minerales	Sub-nano	

Si bien existen otras clasificaciones (Currey, 2012) con mayor número o diferentes niveles jerárquicos de organización (Weiner y Wagner, 1998), estas suelen incluir órdenes de magnitud de escalas muy pequeñas –submicroscópicas, nano- y subnanoestructurales (Rho *et al.*, 1998; Hamed *et al.*, 2010)–, cuya exploración, al tratarse de magnitudes tan ínfimas, no estarán reflejadas en la presente investigación. Sin embargo, a la propuesta de Francillon-Vieillot *et al.* (1990), podría resultar conveniente añadir el nivel de mesoescala / mesoestructura (Currey, 2012; Hamed *et al.*, 2012; Hamed y Jasiuk, 2013) en el que se establecerá la diferenciación, a ojo desnudo, entre las estructuras referidas como hueso –o tejido– compacto y trabecular. La forma general y los atributos funcionales referidos a la macroestructura de cada hueso individual serán el

resultado de un *summun* de influencias ontogenéticas, filogenéticas, mecánicas, fisiológicas y ambientales que incorporarán una considerable histovariabilidad a nivel microscópico (Huttenlocker *et al.*, 2013).

• NIVEL ANATÓMICO: A) Macroscópico

En un primer orden estructural –desde una escala macroscópica–, los huesos serán considerados como órganos del sistema esquelético. Atendiendo a la morfología general, los huesos presentan una amplia variedad de formas, si bien la mayoría pueden ser clasificados en grupos básicos (Testut y Latarjet, 1978; Currey, 2002). Por un lado, se definen los huesos largos (tubulares), elongados en una dirección y con una sección aproximadamente circular. Entre ellos se incluyen los huesos de las extremidades –p. ej. el húmero, fémur, metacarpos y metatarsos–. Otro grupo corresponderá a los huesos denominados planos (tabulares) en los que una de las dimensiones de la estructura es menor respecto a las otras dos –como la escápula, el ala ilíaca del coxal, o los huesos de la bóveda del cráneo, como el parietal (Fig. 1.2A)–. Algunos huesos pueden presentar una forma intermedia entre ambas –como es el caso de las costillas, cuya forma puede considerarse entre tubular y tabular– (Currey, 2002). Se puede considerar que los huesos planos conforman las paredes de cavidades corporales –craneal, torácica o pélvica– (Lynnerup y Klaus, 2019). Por otra parte, se encuentran huesos que presentan una forma irregular, como las vértebras, los huesos del esqueleto facial o los huesos de la muñeca o del tobillo –carpos y tarsos– (Currey, 2002; White *et al.*, 2011; Lynnerup y Klaus, 2019). De manera general, los huesos del cráneo aparecen descritos como huesos «planos». Si bien esta apreciación no sería rigurosamente precisa si se tiene en cuenta su forma, ya que podrían considerarse como «huesos curvos» para describir de manera más correcta y precisa su morfología (Hollinger, 2005). Esta denotación cobra sentido considerando que los huesos del neurocráneo constituyen una estructura armónica en forma de bóveda esferoide.

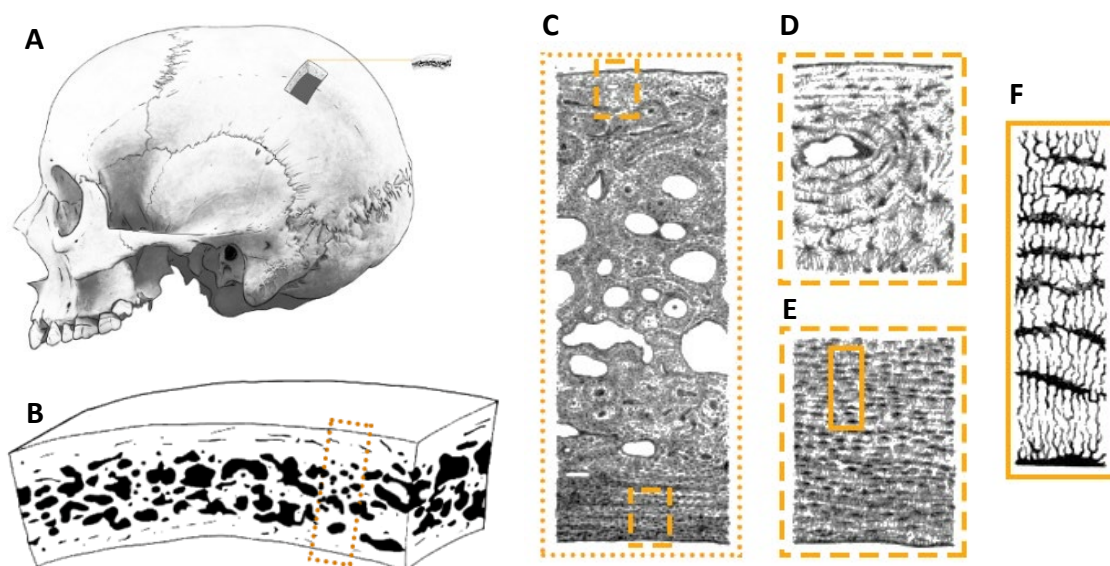


Figura 1.2. Representación del tejido óseo del cráneo en sus diferentes niveles de organización. A) Vista macroscópica lateral izquierda de un cráneo (AL20023). Se ha extraído un bloque de 2x1 cm de hueso parietal. B) Detalle a mesoescala del bloque de hueso parietal. C) Detalle de una sección de parietal dibujado al microscopio (15x). D) Detalle de la «tabla externa» del hueso parietal, se observa un canal vascular, que corresponde a una osteona secundaria (95x). E) Detalle de «tabla interna» del hueso parietal formado por tejido de matriz lamelar. F) Ampliación de la tabla interna mostrando en detalle las lagunas osteocíticas, conectadas por canalículos (440x). (Imágenes C–F tomadas de Queckett (1855), lámina XV, Figs. 1–4, datos de aumentos según lo publicado por el autor).

- **NIVEL ANATÓMICO: B) Hueso compacto y trabecular (mesoestructura)**

Observando la sección transversal de un hueso, en una escala inferior –mesoescala, entre 500 μm - 10 mm (Hamed *et al.*, 2012; Hamed y Jasiuk, 2013)– se identifican a simple vista dos regiones estructurales (Fig. 1.2B): una región compacta –cortical [*sic*] (Rho *et al.*, 1998; Hamed *et al.*, 2012; Hamed y Jasiuk, 2013)– de alta densidad (Hillier y Bell, 2007); y otra región interna de hueso esponjoso –trabecular–², que contiene una red tridimensional de espículas óseas –trabéculas– (Enlow, 1968; Hillier y Bell, 2007). Esta red de trabéculas delimitará espacios porosos o cavidades en las que se alojará la médula ósea, elementos celulares, hematopoyéticos y adiposos en el tejido vivo (Enlow, 1968; Hamed *et al.*, 2012). A niveles molecular o celular, los componentes de estos dos tipos de estructura son idénticos, si bien se diferencian en el grado de «porosidad»

² En la bibliografía es frecuente la utilización de otros términos para definir dos regiones topográficas de la arquitectura interna del hueso, comúnmente referidas a huesos largos: la región cortical –periférica, externa– y la región medular –interna–. Francillon-Vieillot *et al.* (1990) remarcaron que hay que considerar que estas acepciones no connotan aspectos relativos a la porosidad, densidad o microestructura de los tejidos –como sería el caso de los términos compacto y esponjoso–. Por lo que recomiendan cautela en la utilización de los términos indistintamente como sinónimos: compacto-cortical / esponjoso-medular.

(Huttenlocker *et al.*, 2013), del tejido mineralizado frente áreas no mineralizadas o espacios vasculares. Si la parte mineral del tejido óseo representa más del 50 % del volumen respecto a las áreas no mineralizadas, el hueso puede identificarse como compacto, y a la inversa se consideraría esponjoso. Si consideramos el hueso como un tejido dinámico, el hueso compacto puede variar durante el desarrollo –debido a la dinámica del modelado– y volverse más poroso, o remodelarse con la edad. El tejido esponjoso puede subdividirse según el grado de áreas no mineralizadas en esponjoso fino –*fine cancellous*, el menos poroso–, esponjoso grueso – *course cancellous*, grado intermedio– y trabecular –el de más espacios no mineralizados– (Huttenlocker *et al.*, 2013).

Los huesos –planos– del neurocráneo presentan una sección estratificada en una estructura comparable a un emparedado –sándwich– (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Currey, 2002), constituida por tres láminas (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990), cada una de las cuales presenta características específicas (Morris y Jackson, 1933). Dos láminas corresponden a tejido compacto. La tabla externa [*lamina externa*] tiene una superficie ectocraneal de apariencia general lisa y uniforme; la tabla interna [*lamina interna*], también denominada lámina vítrea (Paulsen *et al.*, 2018), presenta una superficie endocraneal más irregular, vinculada con la morfología cerebral y los tejidos blandos adyacentes –por ejemplo las depresiones de los vasos, de la duramadre, de los surcos cerebrales y los cuerpos de Pacchioni– (Morris y Jackson, 1933). El estudio de la morfología endocraneal será de gran importancia en especies fósiles, ya que representa un vestigio único sobre la información neuroanatómica (Bruner *et al.*, 2012) en el estudio de la evolución del cerebro –paleoneurología–, a partir de moldes intracraneales de cráneos actuales y fósiles (Falk, 1980, 1987, 2014; Bruner *et al.*, 2003, 2018).

Entre las dos tablas compactas se encuentra la «*lámina tercera esponjosa*» (Martínez, 1788), que recibe el nombre de diploe [*diploe*] (Testut y Latarjet, 1978; Schultz, 2001; Campillo y Subirà, 2004; Lieberman, 2011). Este tejido esponjoso presenta un espesor variable, tanto entre huesos como en un mismo elemento. Está formado por una red de trabéculas óseas que configuran los espacios anastomóticos de la diploe, en los que se alberga en el tejido vivo la médula ósea roja y amarilla, canales vasculares y nervios (Enlow, 1968; Campillo y Subirà, 2004). En estos huesos la diploe, al ser un importante sitio de eritropoyesis –formación de células rojas sanguíneas– necesita un gran aporte sanguíneo a partir de las arterias meníngeas. Por ello, algunas de las alteraciones de la

estructura, así como del espesor de los huesos, pueden estar relacionadas con signos patológicos como por ejemplo anemias y otras enfermedades, como la sífilis, la enfermedad de Paget o la tuberculosis (Hackett, 1976; Aiello y Dean, 2002; Schultz y Schmidt-Schultz, 2015a). Si bien se considera que, a simple vista, los tejidos compacto y esponjoso pueden distinguirse fácilmente al comparar la densidad o la porosidad, la realidad, para los huesos del neurocráneo, parece reflejar que la transición entre estas dos formas de organización puede ser difusa e irregular. Por esta razón, para establecer el límite real entre ambos tipos de hueso será necesario la comprobación mediante métodos microscópicos que permitan evaluar histológicamente su microestructura (Rho *et al.*, 1998).

- **NIVEL HISTOLÓGICO: Microestructura**

A nivel microscópico (Fig. 1.2 C-F), la matriz de tejido óseo presenta diferentes formas de organización microanatómica. Su configuración es el resultado de la combinación de varios criterios como son: la organización de las fibras de colágeno, la orientación y disposición de los canales vasculares o su origen embrionario (Currey, 2002; Chinsamy-Turan, 2005; Huttenlocker *et al.*, 2013). La organización de los tejidos resultante forma un continuo muy variable, diferenciándose entre diferentes huesos, diferentes partes de un mismo hueso, durante la ontogenia y entre diferentes especies (McFarlin, 2006). Han sido clasificados en tipologías por diversos autores, para intentar explicar la variabilidad observada y facilitar su comparación entre grupos (Enlow, 1963, 1966b; de Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; de Margerie *et al.*, 2002; McFarlin *et al.*, 2016)³.

Dependiendo de la velocidad de formación del tejido óseo, , factor que se ve modulado durante la ontogenia y en función de las variaciones en el estado fisiológico, la organización de la microestructura varía, representado de manera hipotética en la Fig. 1.3A. Atendiendo a la organización de la matriz mineral, cuando las fibras de colágeno en la matriz mineralizada son depositadas ordenadas, en capas paralelas denominadas lamelas, el tejido es conocido como hueso **lamelar** –*LAM*, del inglés *lamellar bone*–, producto de una osificación más lenta y organizada (Currey, 2002; Chinsamy-Turan, 2005; Huttenlocker *et al.*, 2013) y formado a partir de la membrana perióstica (Fig. 1.3B1) o endóstica (hueso lamelar endóstico *ELAM*, Fig. 1.3C2).

³ Para una detallada descripción, véase el material online suplementario [MOS] de McFarlin *et al.* (2016).

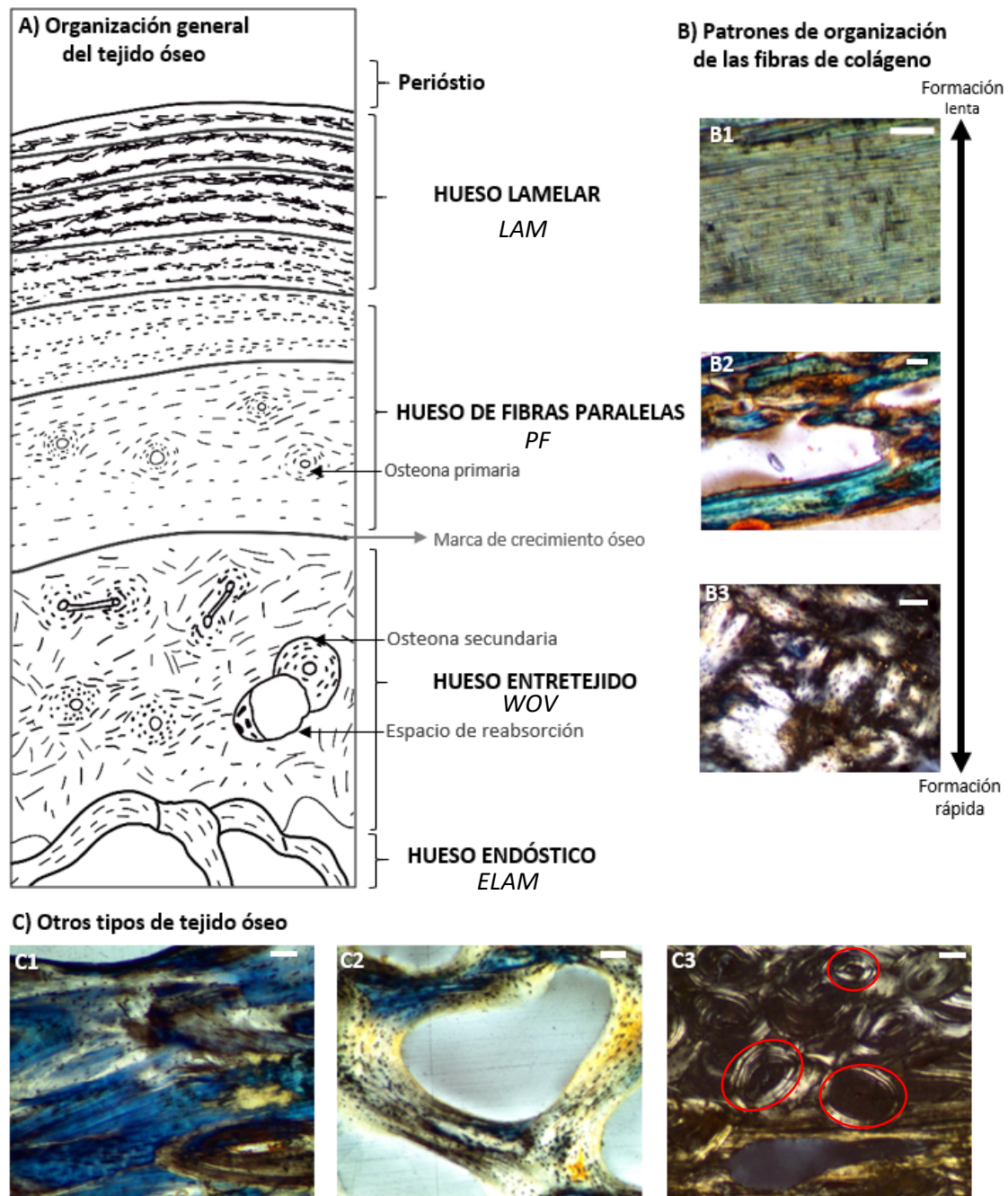


Figura 1.3. Tipos de tejido óseo. A) Dibujo esquemático de una sección de hueso de mamífero –imagen modificada de Castanet (1993)–. Representa los tipos de tejido según su velocidad de formación, desde la región subperióstica (arriba) a la región interna trabecular (abajo). B) Tipos de tejido óseo clasificados según la organización de la matriz de colágeno y la velocidad de osteogénesis observados en luz polarizada (LP). B1) Hueso lamelar (*LAM*), de matriz organizada y formación lenta, observado en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. B2) Hueso de fibras paralelas (*PF*) observado en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. B3) Hueso entretejido (*WOV*), de matriz desorganizada y rápida formación. C) Otros tipos de tejido observados en luz polarizada. C1) Hueso compacto de origen endóstico (*ECC*) observado en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. C2) Trabéculas de hueso lamelar de origen endóstico (*ELAM*), observado en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. C3) Hueso remodelado con un espacio de reabsorción (*RS*) y osteonas secundarias (*SO*, círculos de color rojo). Las escalas, barra blanca, representan 100 μm .

Otros tipos de tejido pueden presentar grados intermedios de organización, relacionados con ritmos de formación intermedios. Es el caso del tejido denominado de fibras paralelas –*PF*, del inglés *parallel-fibred bone*– (Fig. 1.3B2), con una tasa de formación que se encontrará entre las del tejido entretejido y lamelar. Las fibras de colágeno se depositarán próximas, en paquetes, presentando una orientación común (de Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Además, durante el desarrollo embrionario y en eventos de rápida osificación, como en la reparación de tejidos (Hillier y Bell, 2007), se establece un tipo de hueso inmaduro entretejido –*WOV*, del inglés *woven bone* (Fig. 1.3B3).

A su vez estos tejidos pueden combinarse y ser clasificados como tejidos transicionales o formar tejidos complejos. Si se considera la vascularización interna del tejido, puede encontrarse otro tejido frecuentemente descrito, denominado hueso fibrolamelar –del inglés *fibrolamellar bone*, también llamado complejo fibrolamelar, *fibrolamellar complex*, *FLC*– (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Currey, 2002; Chinsamy-Turan, 2005; Huttenlocker *et al.*, 2013; Prondvai *et al.*, 2014; McFarlin *et al.*, 2016), en el que se combina una matriz fibrosa de hueso entretejido con espacios en los que se deposita tejido lamelar, atrapando canales vasculares que conformarán las llamadas osteonas primarias. Este tejido se correspondería, según McFarlin, con el tejido perióstico definido por Enlow como compacto hueso esponjoso grueso compactado –*ECC*, del inglés *compacted fine cancellous tissue*– (Fig. 1.3C1) (McFarlin *et al.*, 2016, MOS).

La deposición de la matriz del tejido óseo conlleva la incorporación de canales vasculares a la estructura a partir de la membrana perióstica que recubre la superficie del hueso. Si alrededor de estos vasos se deposita tejido lamelar en anillos concéntricos darán lugar a estructuras con un canal central denominadas osteonas primarias (*PO*). A su vez, puede identificarse otro tipo de estructura relativa a los canales vasculares, las osteonas secundarias (*SO*) que son el producto del remodelado óseo secundario (Fig. 1.3C3) (Currey, 2002; Hillier y Bell, 2007; Gocha *et al.*, 2018).

Por otra parte, la apariencia general de la cortical presenta una variación muy notable de su estructura dependiendo de la orientación de los canales vasculares que suelen estar condicionados por la forma y geometría general del hueso. Pueden distinguirse canales longitudinales, con vasos dispuestos paralelos entre sí, que discurren de manera circular, radial u oblicua; o presentar una orientación irregular, conformando canales reticulares.

Hay que considerar que en una sección de hueso pueden aparecer combinaciones de canales vasculares en varias orientaciones (de Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990), por lo que será necesario considerar la orientación de los cortes de hueso respecto al plano de observación histológica.

- **NIVEL CITOLÓGICO: de la estructura del tejido óseo**

En el siguiente nivel de la escala de observación se encontrarían las estructuras relacionadas con las células. En el hueso vivo los diversos tipos de células constituyen un 10 % del peso total, representadas por osteoblastos, osteocitos y osteoclastos.

Los osteoblastos se encargan de la producción de la matriz orgánica y su posterior mineralización. Al quedar rodeados por matriz mineral quedan embebidos en lagunas pasando a denominarse osteocitos (como podía verse en la Fig. 1.2F). En ese momento perderán su capacidad osteogénica y participarán en la regulación homeostática del organismo (Little *et al.*, 2011). Los osteocitos no permanecen aislados en estas lagunas, ya que contactan con osteocitos adyacentes mediante prolongaciones citoplasmáticas gracias a una red de canalículos que atraviesan la matriz –*canaliculi*– (Bayliss *et al.*, 2012; Pawlina y Ross, 2019).

Por otra parte, los osteoclastos son células de origen hematopoyético que circulan libres por el torrente sanguíneo. Se encargan de la reabsorción del hueso preexistente, ya que contienen lisozimas y fosfatasa ácida, formando los denominados espacios de reabsorción (Parfitt *et al.*, 1987) participando tanto en los procesos de modelado como de remodelación.

- **NIVEL MOLECULAR: colágeno e hidroxiapatita**

Atendiendo a los componentes de la matriz mineralizada del tejido óseo, el porcentaje de los elementos puede diferir dependiendo de la especie o del elemento esquelético considerado, así como entre el hueso fresco o seco. En la Tabla 1.2 aparecen de manera sintetizada los componentes y porcentajes aproximados en el hueso humano.

En el hueso humano, de manera general, aproximadamente el 26 % de la matriz corresponde a la parte orgánica (Kendall *et al.*, 2018) que estará formada hasta en un 90 % por fibras de colágeno tipo I. El resto de componentes son otras proteínas no colagénicas, como la osteocalcina, así como glicoproteínas, cuyo papel parece ser más

biológico que estructural, por su posible participación en la iniciación y control de la mineralización (Currey, 2008), encontrándose hasta doscientos tipos de proteínas diferentes (Weiner y Wagner, 1998). Por otra parte, un 64 % corresponderá a la porción inorgánica de la matriz (Kendall *et al.*, 2018) formada por una versión de fosfato de calcio, denominado hidroxapatita, HAp $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$. En la estructura se pueden representar hasta un 4-6 % de reemplazos de grupos fosfato por carbonatos (Currey, 2008) a la vez que puede combinarse estequiométricamente con otros compuestos o iones de magnesio, sodio, cloro o flúor (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Carden y Morris, 2000; Bayliss *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2015). El agua en el hueso fresco, que representa un 9-10 % del peso, existirá en las células, fluidos, en el colágeno y en los cristales minerales de apatita (Wang *et al.*, 2010).

Tabla 1.2 - Grupos de componentes en los que se puede dividir el tejido óseo en humanos, su porcentaje y constituyentes principales (referencias en el texto).

Porción orgánica	~ 26 %	90 % Fibras de colágeno tipo I Otras proteínas (no colagénicas) y glicoproteínas
Matriz mineral	~ 64 %	Cristales de HAP $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$ 4-6 % otros compuestos (P, Mg, Na, F, Cl)
Agua	9 - 10 %	En células, fluidos, colágeno, en los cristales de la HAP

1.2.2. Osteogénesis del neurocráneo

Durante el desarrollo embrionario los huesos se diferencian según la capa germinal de la que derivan –mesodermo lateral, paraxial, cresta neural–, su modo de osificación –intramembranosa, endocondral– y su historia evolutiva (Hall, 2015). Siendo así, ¿cómo se forman los huesos del neurocráneo de origen intramembranoso?

Todos los huesos se originan a partir de condensaciones de tejido conectivo mesenquimático y la mayoría comparten un origen embrionario común, a partir del mesénquima derivado de la capa del mesodermo (Gilbert y Barresi, 2016). En el embrión, tras la fase de neurulación, se diferencian tres láminas germinativas –ectodermo, mesodermo y endodermo– y con la formación del tubo neural se localiza también la cresta neural. La organización del mesodermo en esta fase embrionaria es similar para todos los vertebrados. Este se divide en cuatro regiones y dos de ellas –en concreto el mesodermo paraxial y el lateral– participarán en la formación de la mayor parte de los huesos del esqueleto (Gilbert y Barresi, 2016; Sadler, 2018). Sin embargo, la formación de los huesos

del cráneo es única ya que el mesénquima del que se originarán los huesos procede de dos linajes diferentes (Couly *et al.*, 1993). Además de la región anterior del mesodermo paraxial (Sadler, 2018), también contribuye a la formación de los huesos del cráneo la cresta neural, que dará origen a los huesos del esqueleto facial –esplacnocráneo– (Couly *et al.*, 1993; Kuratani, 2005). Sin embargo, el origen de los huesos y suturas del neurocráneo no está completamente esclarecido y podrían tener un origen mixto (Fig. 1.4A) (Opperman, 2000; Noden y Trainor, 2005; Mishina y Snider, 2014; Ferguson y Atit, 2019). Parece consensuado en la bibliografía que los huesos de la base del cráneo de osificación endocondral se originan del mesodermo (Kuratani, 2005) mientras que determinar el origen específico de los huesos y suturas de la calvaria –mesodermo frente a cresta neural– genera frecuente controversia (Opperman, 2000; Morriss-Kay, 2001; Helms y Schneider, 2003; Kuratani, 2005). Los resultados en la bibliografía varían dependiendo del modo de análisis y de la especie animal explorada (Couly *et al.*, 1993; Jiang *et al.*, 2002; Santagati y Rijli, 2003; Noden y Trainor, 2005; Cerny *et al.*, 2006; Gross y Hanken, 2008; Piekarski *et al.*, 2014; Flaherty *et al.*, 2016; Ferguson y Atit, 2019) sumando a su vez la dificultad añadida de su localización anatómica a la hora de la exploración (Kuratani, 2005). Algunos autores señalan que hay que mantener cierta cautela al extrapolar resultados de modelos animales no mamíferos al modelo de morfogénesis del cráneo humano (Gross y Hanken, 2008), ya que el origen de los huesos podría no mantenerse filogenéticamente debido a la gran diversificación taxonómica que han tenido (Morriss-Kay, 2001; Cunningham *et al.*, 2016a; Kardong, 2019), incluyendo cambios topográficos o fusiones entre elementos óseos.

Para la correcta formación de los huesos deben darse tres procesos en la esquelotogénesis que incluirán la interacción epitelial-mesenquimal: la condensación del mesénquima y la diferenciación celular (Hall, 2015). Las células formadoras de hueso se originan a partir de la migración y diferenciación de células de tejido conectivo embrionario, denominado mesénquima. La formación del cráneo, en concreto, requerirá de una compleja coordinación de múltiples mecanismos genéticos y epigenéticos y de tejidos, regulados temporal y espacialmente (Ferguson y Atit, 2019).

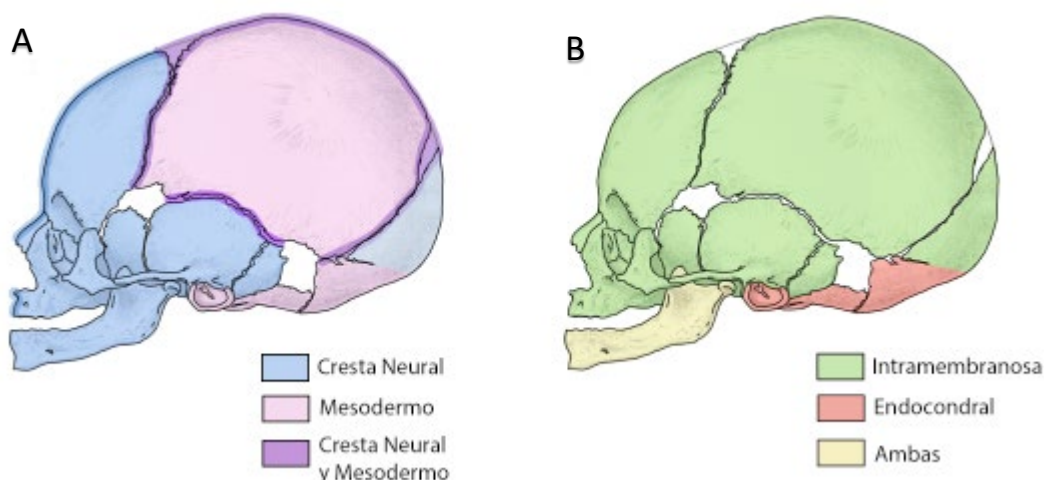


Figura 1.4 – Vista lateral izquierda de un cráneo perinatal. **A)** Origen embrionario del que derivan los huesos: cresta neural en azul, mesodermo en rosa y derivado de ambas en morado. **B)** Tipo de osificación: intramembranosa en verde, endocondral en color naranja. En amarillo origen mixto, de ambas osificaciones. Representación a partir de diferentes fuentes, entre otras, Jiang *et al.* (2002); Mishina y Snider (2015); Flaherty *et al.* (2016). Imagen del cráneo perinatal, redibujada a partir de Morris y Jackson (1921, Fig. 114).

• Osificación intramembranosa

La formación inicial de tejido óseo (osteogénesis) tiene lugar según dos trayectorias durante el desarrollo embrionario: la osificación endocondral y la intramembranosa. Esta distinción de los huesos, relativa a su modo de osificación fue descrita por Spigelius en 1631 para ser retomada en 1815 por Howship (citados en de Ricqlès, 1975). En las trayectorias de osteogénesis, si la diferenciación del mesénquima da lugar a un molde precursor de cartílago que posteriormente es reemplazado por tejido óseo, la osificación se denomina **endocondral**. En el esqueleto humano, esta osificación tiene lugar en huesos largos, vertebras, carpos y tarsos o en la pelvis (Lewis, 2006; Cunningham *et al.*, 2016a). Por otro lado, si la osificación es directa, es decir, las células mesenquimales se diferencian en osteoblastos para formar tejido óseo directamente, recibe el nombre de osificación **intramembranosa**. En el cráneo humano (Fig. 1.4B) este modo de osificación tiene lugar en algunos huesos del neurocráneo y esplancocráneo, mientras que algunos huesos presentan un origen mixto, como la mandíbula y la clavícula. Considerando el neurocráneo se puede establecer que los huesos que conforman la bóveda craneal –frontal, parietal, alas mayores del esfenoides, y las escamas del temporal y del occipital– proceden de osificación intramembranosa frente al origen endocondral de los huesos de la base del cráneo (Lewis, 2006; Cunningham *et al.*, 2016a; Sadler, 2018).

En términos filogenéticos, la osificación intramembranosa (dérmica) es considerada como el modo más primitivo de osificación, cuya primera evidencia clara, considerada como osificación verdadera, se atribuye al esqueleto craneal de peces agnatos del Ordovícico (Cunningham *et al.*, 2016a). Se ha propuesto que este tipo de osificación (directa) podría generar una osteogénesis más rápida y conferir así protección a regiones concretas ya desde el desarrollo embrionario, como sería el caso del encéfalo y el neurocráneo (Opperman, 2000; Gilbert y Barresi, 2016).

Dentro del concepto de osificación intramembranosa se pueden identificar dos eventos de formación de tejido óseo. Durante el desarrollo embrionario, la diferenciación del mesénquima en huesos intramembranosos, está vinculada a la interacción con las membranas epidérmicas (ectocraneal) y meníngea (endocraneal), en ocasiones referenciada como osificación dérmica (Abzhanov *et al.*, 2007). A su vez, el término (inter-)membranoso también hace referencia a un origen a partir de una membrana (osteogénica) no-mineralizada, localizada en la superficie externa, el periostio –para el cráneo constituida ectocranealmente por el pericráneo y por la región de la membrana meníngea en contacto con la superficie endocraneal– o interna, el endostio, que recubre cavidades medulares, trabeculares y diploicas, así como canales vasculares o espacios de reabsorción (Enlow, 1968; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Chinsamy-Turan, 2005; Cunningham *et al.*, 2016a). La capacidad osteogénica de estas membranas se prolongará durante la vida posnatal del individuo.

La distinción entre osificación intramembranosa (dermal) y endocondral está vinculada con la clásica distinción entre endoesqueleto y dermoesqueleto, y algunos autores han señalado que estos términos solo representan una diferencia real durante la morfogénesis inicial de los huesos (de Ricqlès, 1975). Esto podría considerarse no relevante –a nivel histológico– ya que el resultado final de la estructura en adultos sería equivalente (Enlow, 1968; Cunningham *et al.*, 2016a). Los huesos del cráneo, independientemente del linaje embrionario del que se originan, serían histológicamente indistinguibles a nivel tisular de tejidos óseos de otras partes del esqueleto, si bien no hay que olvidar que los mecanismos que inician y controlan el desarrollo esquelético del cráneo serán cualitativamente diferentes de aquellos que regulan la esqueletogénesis de las regiones apendicular y axial y, por tanto, los mecanismos por los cuales estos tejidos son reparados y/o regenerados también diferirán (Miclau *et al.*, 2005). Al no considerar el origen de los tejidos se estará, además, obviando la trayectoria filogenética de los

huesos. Debemos considerar que el hueso, como tejido dinámico, tiene la capacidad de modificarse a lo largo de la vida del individuo, creciendo en tamaño, modificando su forma, respondiendo a requerimientos metabólicos y mecánicos (Bayliss *et al.*, 2012) que también implicarán modificaciones en su organización histológica (Enlow, 1968; McFarlin, 2006). Estos cambios están coordinados por un mecanismo de crecimiento especializado, el modelado –en superficies complementarias u opuestas– y por el proceso de remodelado secundario –en una misma región– (Enlow, 1968; Currey, 2002). Por tanto, si consideramos un hueso adulto, los tejidos de origen endocondral o intramembranoso originarios quedarán reducidos a áreas aisladas, habiendo sido reemplazados progresivamente a lo largo del desarrollo por osificación perióstica y/o endóstica (inter-) membranosa (Enlow, 1968).

- **Morfogénesis del neurocráneo**

Con independencia del linaje embrionario de origen, el proceso de osteogénesis de los huesos intramembranosos de la bóveda del cráneo comienza con la condensación de tejido mesenquimático que presenta una matriz (preosteogénica) avascular (Percival y Richtsmeier, 2013; Percival *et al.*, 2017). A la vez que se produce una rápida expansión de la condensación, la osteogénesis se inicia con la diferenciación de los osteoblastos en los centros de osificación. Estas células serán las encargadas de sintetizar la matriz orgánica **osteoide** –compuesta fundamentalmente de colágeno tipo I y demás proteínas no colagénicas–, así como de su posterior mineralización (Currey, 2002; Doro *et al.*, 2017). De manera acompañada, se produce una invasión de vasos sanguíneos y el crecimiento de pequeños capilares en el interior de la matriz. De esta manera, los procesos de osteogénesis y angiogénesis ocurren sincrónicamente a la expansión mesenquimática, teniendo un papel clave en la movilización de los preosteoblastos y de las señales de regulación que participan en la coordinación de la expansión (Percival y Richtsmeier, 2013).

Los centros de osificación estarán conformados por una matriz de tejido inmaduro o entretejido, en la que las fibras de colágeno estarán dispuestas de manera desorganizada, constituyendo espículas agrupadas, formando trabéculas (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Currey, 2002). La osificación primaria presentará el crecimiento tradicionalmente descrito como radial (Percival y Richtsmeier, 2013), en el que el crecimiento de los huesos inmaduros tiene lugar en los extremos de los huesos,

denominados frentes osteogénicos (Rice *et al.*, 2003; Doro *et al.*, 2017), que se expanden hasta contactar con los huesos adyacentes en las denominadas suturas.

En el desarrollo fetal y al nacimiento, los huesos de la calvaria están separados por espacios tisulares membranosos que formarán las suturas craneales y las fontanelas. Las suturas están constituidas por un tejido conectivo fibroso originado de varias procedencias: a partir del mesénquima –indiferenciado– de los frentes osteogénicos correspondientes a los dos huesos confluyentes así como por las dos membranas que recubren la superficie ósea, la duramadre subyacente y la membrana del pericráneo externa (Slater *et al.*, 2008; Beederman *et al.*, 2014). Las suturas mantienen la unión entre huesos y actúan como centros de osificación activos durante el desarrollo fetal y posnatal (Opperman, 2000; Lana-Elola *et al.*, 2007; Doro *et al.*, 2017). Las fontanelas son áreas membranosas no mineralizadas donde confluyen dos o más suturas (Cunningham y Heike, 2007; Beederman *et al.*, 2014). La existencia de estos espacios abiertos permitirá deformaciones temporales del cráneo, hecho al que se le atribuye una importancia relevante durante el nacimiento para permitir el paso del cráneo por el canal del parto –considerando el tamaño relativamente grande de la cabeza respecto al resto del cuerpo– y la posterior expansión de los huesos durante el crecimiento de la bóveda craneal. Estos espacios abiertos también permitirán deformaciones ante una compresión durante traumatismos (Cunningham y Heike, 2007; Flaherty *et al.*, 2016; Jin *et al.*, 2016).

El tamaño del cráneo en el nacimiento también se vincula con el tamaño del canal del parto en una pelvis, dimórfica, adaptada para la locomoción bípeda –el denominado «dilema obstétrico»– (Washburn, 1960; Rascón Pérez, 2017; Trevathan, 2018). La propiedad de moldeado del cráneo sería un ejemplo, según Gould (1991), de exaptación de una estructura, entendido no como una adaptación, si no como consecuencia de propiedades adquiridas (retraso de la osificación) que resultan de utilidad en alguna circunstancia, en este caso durante el paso del cráneo a través del canal del parto. Las fontanelas desaparecerán en los posteriores meses posnatales, mientras que las suturas mantendrán la separación entre los huesos. Algunas suturas se fusionan relativamente pronto durante el desarrollo, como es el caso de la sutura metópica–entre los huesos frontales–. Esta sutura puede empezar a fusionarse en un amplio rango de variación temporal, entre los 9-18 meses y los 5 años (Opperman, 2000; Morriss-Kay y Wilkie, 2005; Flaherty *et al.*, 2016)–. Si bien generalmente se encuentra obliterada entre el segundo y cuarto año (Schaefer *et al.*, 2009; Cunningham *et al.*, 2016a), también puede

permanecer sin cerrar en un 10 % de la población (Cohen y Wexler, 1997) encontrándose grandes diferencias entre grupos poblacionales (Cunningham *et al.*, 2016a), con rangos de persistencia del 0,8 % al 15 % (Nikolova *et al.*, 2018). En las demás suturas mayores –coronal, sagital, lambdoidea– la fusión ósea puede producirse eventualmente en la etapa adulta (Jin *et al.*, 2016), si bien el tiempo de cierre varía ente individuos y entre poblaciones, ocurriendo a partir de la tercera década de vida (Cohen y Wexler, 1997; Alves *et al.*, 2009). La fusión tiene lugar de manera gradual en diferentes puntos y entre secciones separadas de la línea de cada sutura. Está fusión comenzará en la región interna y progresivamente puede extenderse hasta la región superficial, generando zonas discontinuas obliteradas. La completa osificación u obliteración –fisiológica– si bien es infrecuente tendrá lugar en edades muy avanzadas (Rinaldi *et al.*, 2004).

Además, pueden aparecer centros de osificación accesorios que, si no se fusionan con los demás centros de osificación pueden generar huesos aislados llamados supernumerarios o *wormianos* (Hanihara e Ishida, 2001a; Di Ieva *et al.*, 2013). La frecuencia de aparición así como su localización entre las suturas presentan una gran diversidad, como puede ser el caso de los huesos que aparecen en el lugar de las fontanelas (Campillo y Subirà, 2004) o el hueso preinterparietal, localizado en la región superior de la escama del occipital (Hanihara e Ishida, 2001b).

El crecimiento, perpendicular respecto a la orientación de las suturas, se mantiene normalmente hasta concluir el crecimiento del cerebro (Morriss-Kay y Wilkie, 2005; Lana-Elola *et al.*, 2007). Los márgenes de las suturas deben continuar creciendo proporcionalmente de acuerdo con las otras superficies del hueso para mantener las dimensiones específicas del cráneo en conjunto y, así, establecer la posición relativa de cada hueso (Enlow, 1968). Debido a cambios intrínsecos o extrínsecos durante el desarrollo del cerebro, tanto en el crecimiento en los frentes osteogénicos como de la calota pueden dar lugar a cambios de la morfología de los huesos y las suturas generando formas atípicas del cráneo en hasta un 20 % de los individuos infantiles (Cunningham y Heike, 2007).

- **Crecimiento posnatal**

Los huesos del esqueleto y del cráneo, crecen a diferentes ritmos. El neurocráneo tiene una tasa de crecimiento muy rápida paralela al desarrollo del cerebro. De tal manera que al nacimiento habrá alcanzado un 20 % de su crecimiento, un 50 % a los 6 meses, un

75 % a los dos años (Morimoto *et al.*, 2008), sobrepasará el 90 % del tamaño hacia los 6 años (Águila y Enlow, 1993) y alcanzará su tamaño final sobre los 10 años (Morimoto *et al.*, 2008). La curva de crecimiento del cerebro está más avanzada respecto a la del resto del cuerpo. De esta manera, cuando el cerebro alcanza el tamaño adulto, el crecimiento del cuerpo se habrá completado en un 40 %, y la maduración dental en un 58 % (Bogin, 2020). La trayectoria alométrica del cráneo en conjunto no presenta una transformación continua, ya que también se presentan diferencias en el ritmo de crecimiento entre los huesos del neurocráneo y de la región facial –esplacnocráneo, vinculada al desarrollo de la dentición y la musculatura asociados al aparato masticador–. Es por ello por lo que presentarán unas proporciones distintas, dependiendo de la etapa de desarrollo, desde la infancia a la madurez (Fig. 1.5) (Cunningham *et al.*, 2016a).

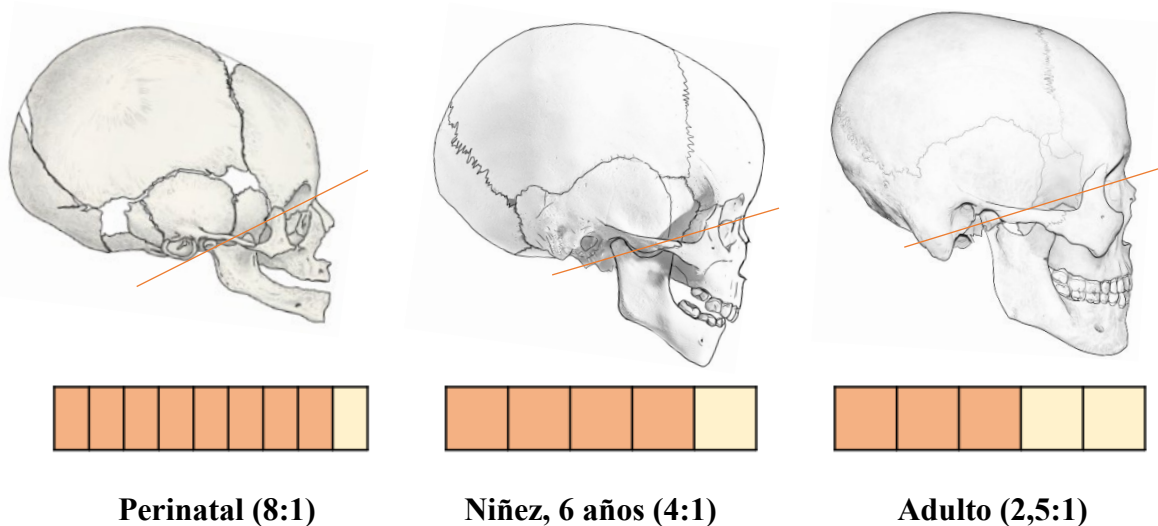


Figura 1.5. Representación del cráneo humano en tres etapas diferentes, al nacimiento, en la niñez (~ 6 años) y en el adulto (25-35 años) y la relación relativa del tamaño del neurocráneo (naranja) y del esplacnocráneo (amarillo) en cada cráneo. El valor de la relación aparece entre paréntesis, datos de acuerdo con Cunningham *et al.* (2016a). (El cráneo perinatal ha sido dibujado a partir de Moss y Jackson (1921, Fig. 114); los cráneos del niño y del adulto han sido dibujados tomando como referencia cráneos de la colección osteoarqueológica de Almansa AL –individuos AL20022 y AL20021, respectivamente–. Los cráneos no están escalados.

El cráneo no solo aumentará en volumen sino que también aumentará el espesor los huesos reconfigurando su estructura interna. Al nacimiento, los huesos del cráneo se componen de una única capa de tejido que para Sappey (1874) representaría una forma primitiva o inmadura de diploe, sin formar un tejido esponjoso (Campillo, 2002). La aparición de las cavidades o celdillas de la diploe estaría supeditada a la diferenciación

ósea de las dos láminas de hueso compacto (Ohtsuki, 1977), que comenzarían a evidenciarse a partir de una edad más avanzada. A los dos años ya se apreciarían dos zonas de mayor densidad –en observaciones radiográficas–, correspondientes a las tablas externa e interna, delimitando una zona hipodensa central (Ohtsuki, 1977; Campillo, 2002). Las dos tablas se formarían a expensas de las dos membranas: del periostio ectocraneal y endocraneal de la duramadre, siendo la primera en aparecer la lámina interna. En este primer periodo de su desarrollo no se perciben los relieves endocraneales relativos a las circunvoluciones y anfractuosidades del cerebro, las impresiones digitales, eminencias mamilares o surcos vasculares, siendo las dos superficies craneales casi paralelas (Sappey, 1874).

1.2.3. Teorías y modelos de crecimiento craneofacial

El estudio del crecimiento y desarrollo del complejo craneofacial, que incluye los cambios temporales en el tamaño, forma y localización de los elementos esqueléticos, ha sido extensamente abordado en el siglo XX, en especial en lo referido a la región orofacial impulsado por estudios en el ámbito ortodóntico. En el siguiente apartado se resumen dos aproximaciones que pueden ser consideradas, quizás, como aquellas que más impacto han tenido en el ámbito de la investigación del complejo craneofacial, realizadas por los investigadores Melvin L. Moss (Moss y Young, 1960)– y Donald H. Enlow (1963). Sus planteamientos parten desde un enfoque epistemológico diferente: el primero desde la biología funcional, con una aproximación experimental, frente al análisis comparativo, desde una visión centrada en la biología evolutiva del segundo. Como indica de Ricqlès (2007), la naturaleza de las causas referentes a las estructuras o fenómenos observados, así como sus explicaciones, difieren entre estos dos regímenes científicos, si bien sus análisis y conclusiones deberían ser consideradas como complementarias y no como contradictorias.

- **Análisis craneal funcional e hipótesis de la matriz funcional**

En los años 60 Moss y colaboradores publicaron una serie de artículos proponiendo un marco teórico referente al análisis craneal funcional (Moss y Young, 1960; Moss, 1969; Moss y Salentijn, 1969) sintetizado en la «hipótesis de la matriz funcional». Con un enfoque experimental establecieron las bases para comprender el desarrollo y

crecimiento craneofacial comprender así los patrones y las causas de la covariación de estructuras.

En su análisis toman conceptos previamente desarrollados por el holandés van der Klaauw (1946, 1952), haciendo un uso diferente de la terminología y de los conceptos y diferenciándose también en el enfoque metodológico. Como señala Moss (1968) la aproximación de van der Klaauw sería holística frente a la suya «atomista»⁴ (Moss y Young, 1960; Moss, 1968, 1972; Dressino y Lamas, 2003, 2017; Barbeito-Andrés *et al.*, 2012).

La propuesta de la matriz funcional establece que el cráneo está compuesto por diversos componentes, cada uno de ellos formado por una matriz funcional, que incluye a tejidos, cavidades y órganos– y una unidad esquelética encargada de dar soporte biomecánico y protección a la matriz asociada– (Moss y Young, 1960; Moss, 1969, 1972; Moss y Salentijn, 1969; Moss *et al.*, 1985). De sus análisis, establecen que todos los cambios acontecidos en las unidades esqueléticas durante el crecimiento –en tamaño, forma, posición espacial, mantenimiento de los huesos– serían debidos obligatoriamente a respuestas secundarias, compensatorias y mecánicas (Moss y Salentijn, 1969; Moss, 1972, 1997a; Moss *et al.*, 1985). Según el planteamiento inicial de esta hipótesis, el crecimiento de la unidad esquelética no estaría generado por factores genéticos intrínsecos del hueso (Moss y Salentijn, 1969) sino que sería el resultado secundario de la influencia epigenética ejercida sobre el esqueleto (Moss, 1972).

Esta matriz comprendería todos los tejidos y cavidades que intervienen, distinguiéndose dos tipos de matrices: capsular y perióstica. El crecimiento craneofacial se originará por una combinación de ambas matrices. Durante el crecimiento, las matrices capsulares serán responsables de la traslación, es decir, el cambio en la posición. Por otro lado, las matrices periósticas serán responsables de la transformación de los elementos esqueléticos para adaptar los cambios de tamaño y forma (Moss, 1969; Moss y Salentijn, 1969). De este modelo se puede interpretar la plasticidad durante el crecimiento y desarrollo de los elementos esqueléticos así como la relativa independencia de los diferentes componentes entre sí (Trevathan, 2018).

⁴ Expresado así por el propio Moss, citando palabras del Dr. P. Dullemeijer, «*while his analytic approach is holistic, mine is atomistic*» (Moss, 1968, 196pp).

En relación con los huesos de la bóveda del neurocráneo se encontraría la matriz capsular neurocraneal con la función de rodear y proteger el encéfalo. Con el incremento en volumen de la capsula neurocraneal esta empujará pasivamente hacia fuera los elementos esqueléticos trasladándolos de posición. Como consecuencia de la acomodación a este cambio de posición, la capsula perióstica ajustaría secundariamente la forma de los huesos, a la vez que en las suturas tendrá lugar el crecimiento compensatorio a la traslación (Moss y Young, 1960; Premkumar, 2015).

La teoría fue posteriormente revisada por Moss (1997a, 1997b, 1997c, 1997d) para dar una respuesta más detallada a nivel histológico y molecular, añadiendo a la propuesta la exploración de la transmisión de señales y del canal trasmisor. Por una parte propuso la mecanotransducción que, a nivel celular, abordaría el proceso mediante el cual un estímulo mecánico es convertido en una señal biológica, eléctrica y/o química, capaz de desencadenar una respuesta celular; por otro lado, la red celular ósea interconectada vinculada con la matriz funcional perióstica, transmitiría las señales intercelularmente, a través de osteocitos y canalículos para la adaptación o mantenimiento del hueso (Moss, 1997a, 1997b; Premkumar, 2015; Trevathan, 2018).

- **Crecimiento y modelado de los huesos del neurocráneo**

Los trabajos de Donald H. Enlow y colaboradores han tenido una gran influencia en la aproximación e interpretación de la histología ósea comparada, de la paleohistología, así como de la biología del hueso en general, mostrando la gran variabilidad ósea a nivel tisular (histodiversidad) desde perspectivas filogenéticas y ontogenéticas (de Ricqlès, 2007).

Enlow distingue dos categorías básicas de movimiento derivados del crecimiento: 1) el **modelado** –denominado «*remodeling growth*» por Enlow– (Enlow, 1963, 1968; García Gil *et al.*, 2016; McFarlin *et al.*, 2016) y 2) el **desplazamiento** –*displacement*–.

El modelado requiere de la coordinación espacial y temporal de patrones de reabsorción y formación de nuevo tejido en superficies complementarias del hueso (endósticas y/o periósticas), diferenciándose del proceso de remodelado, que requiere de la actividad pareja de reabsorción-deposición en una misma región de tejido (Enlow, 1963; Frost, 1985; Currey, 2002; McFarlin *et al.*, 2016). El proceso de modelado implica el cambio progresivo y secuencial de tamaño y forma de los huesos, la recolocación de

los componentes y la realización de ajustes precisos de cada hueso y de sus contiguos para mantener el crecimiento del cráneo coordinado en su conjunto así como llevar a cabo continuos cambios estructurales para adaptarse a los cambios extrínsecos e intrínsecos (Águila y Enlow, 1993; Enlow y Hans, 1996).

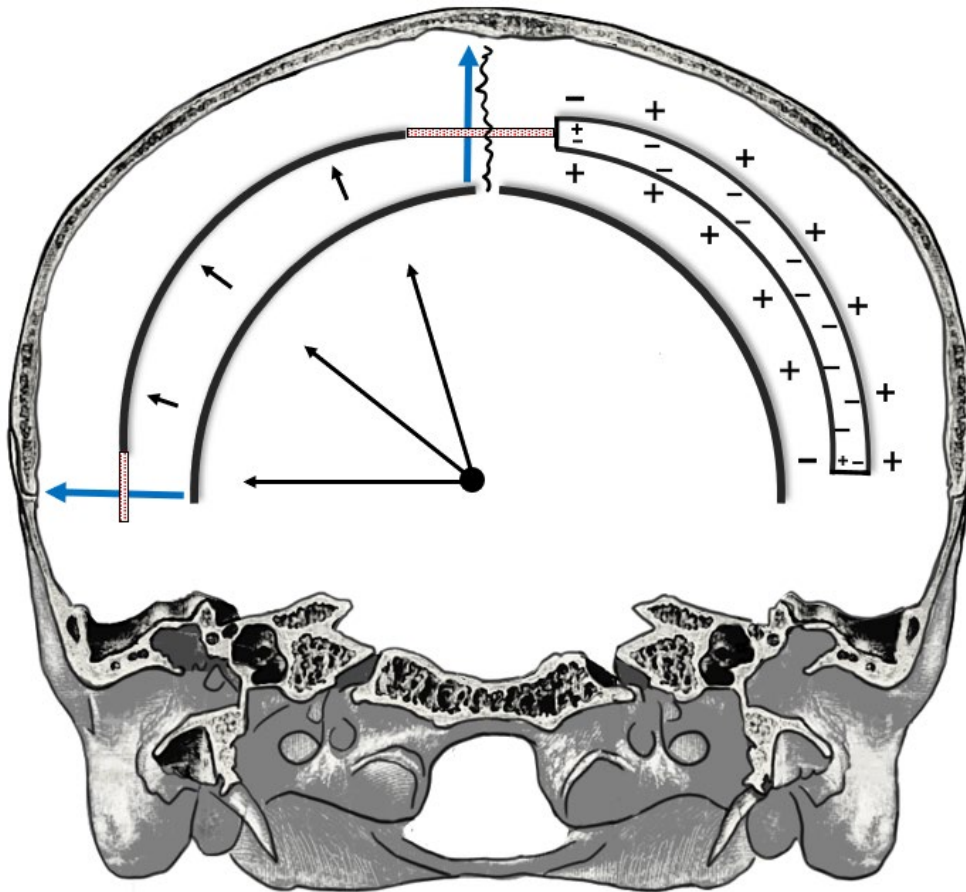


Figura 1.6. Representación del proceso del crecimiento y modelado en el neurocráneo humano de acuerdo con Enlow y Hans (1996). A la izquierda, expansión del encéfalo, movimiento centrifugo de los huesos, y crecimiento en las suturas (áreas punteadas en rojo). Genera la recolocación de los huesos (flechas azules). A la derecha, el proceso de modelado, con la deposición (+) y reabsorción (-) en las superficies del hueso. Genera el crecimiento en espesor, reconfiguración de la estructura interna y ajuste de la curvatura de los huesos. La imagen del corte trasversal del neurocráneo se ha realizado tomando como referencia Cunningham y Robinson (1918, Fig. 180).

Cuando un hueso aumenta en tamaño, de manera paralela es separado de otros huesos con los que articula creando un «espacio» para permitir el aumento de la estructura. Este proceso recibe el nombre de **desplazamiento**. Enlow propone una serie de mecanismos de desplazamiento, como la deriva de la cortical o el principio de crecimiento en «V» (Enlow, 1968; Enlow y Hans, 1996), que si bien acontecen en otros huesos –huesos largos, mandíbula– no se corresponden como tal con el crecimiento por desplazamiento de los huesos del neurocráneo.

En el cráneo, el cerebro en crecimiento en sí no desplazaría el hueso, sino que va a generar un movimiento pasivo de los huesos hacia fuera facilitado por mediación de la membrana de la duramadre que, en contacto con la superficie endocraneal, actúa como periostio (fechas negras, parte izquierda de la Fig. 1.6). Este desplazamiento primario generará que cada hueso se desplace centrífugamente produciendo la separación entre huesos, e iniciándose con ello la deposición de nuevo tejido en los márgenes de las suturas (áreas punteadas en rojo, parte central superior e izquierda inferior de la Fig. 1.6). De este modo, se incrementa la circunferencia de los huesos de la bóveda. A su vez, continúa depositándose a menor ratio nuevo tejido en ambas superficies (ectocraneal y endocraneal) aumentando el espesor de la cortical mientras que las membranas endósticas, internas, actuarán como superficies de reabsorción (representado por los símbolos +/- en la parte derecha de la Fig. 1.6), expandiendo los espacios medulares entre las dos tablas compactas y permitiendo así el aumento general del espesor (Enlow, 1968; Águila y Enlow, 1993; Enlow y Hans, 1996).

El desplazamiento de los huesos del neurocráneo provoca un cambio en la relación con los huesos colindantes aunque su posición relativa sigue siendo la misma. La adición de tejido requiere una coordinación con las demás estructuras –fenómeno que se conoce como **recolocación** (flechas azules, Fig.1.5) reabsorbiendo y depositando tejido de manera regionalmente específica (Enlow, 1968; Águila y Enlow, 1993; Enlow y Hans, 1996). La reabsorción tendrá lugar en áreas determinadas, generalmente endocraneales y próximas a las suturas, de tal manera que la reabsorción-deposición puede tener lugar en superficies del hueso (ecto y endo) para reajustar el contorno y el grado de curvatura producidos por la expansión del hueso y el aumento del espesor, coordinando el cambio de tamaño y forma del neurocráneo en su conjunto. Este reajuste generará una estratigrafía cortical de tejidos como reminiscencia del modelado a lo largo de la ontogenia del individuo (Enlow, 1963; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

- **Remodelado secundario del tejido óseo**

De manera paralela al crecimiento y durante toda la vida del individuo puede acontecer otro proceso en el hueso que modificará la organización del tejido óseo como respuesta ante demandas homeostáticas, requerimientos biomecánicos o traumas físicos (Bayliss *et al.*, 2012): la **remodelación**. A diferencia del modelado, se reemplazará el tejido ya existente depositando nuevo tejido en una misma área (Enlow, 1963; Martínez-Maza

et al., 2006; Bayliss *et al.*, 2012; Currey *et al.*, 2017). Este proceso está mediado por la acción coordinada de osteoclastos y osteoblastos, organizados en las denominadas «BMUs» (del inglés *basic multicellular units*) (McFarlin, 2006; Maggiano, 2012; Stout y Crowder, 2012). Después de estímulos químicos o mecánicos, los osteoclastos comienzan a reabsorber el tejido preexistente, formando perforaciones irregulares denominadas espacios de reabsorción (Parfitt *et al.*, 1987). Seguidamente, con un lapso aproximado de diez días (Stout y Crowder, 2012), los osteoblastos rellenan estas cavidades, depositando centrípetamente láminas de tejido nuevo (McFarlin, 2006). Conforme el proceso avanza, algunos osteoblastos quedan embebidos en la matriz, convirtiéndose así en osteocitos (Stout y Crowder, 2012). Las nuevas estructuras se denominan osteonas secundarias, también llamadas sistemas de Havers, y representarán el tejido secundario o haversiano (véase Fig. 1.3C3) (Currey, 2002; McFarlin, 2006; Currey *et al.*, 2017).

1.3 ARQUEOBIOLOGÍA

Prácticas funerarias y estudio de restos óseos

«...because skeletons resist decay after death, they have become the awe-inspiring epitome of death itself in every human culture».

(Francillon-Vieillot *et al.*, 1990, p. 177)

1.3.1. Importancia histórica del estudio del cráneo en antropología física

Los restos preservados constituyen las evidencias más directas de los organismos y poblaciones del pasado, tanto remotos -registro paleontológico- como recientes -registro arqueológico-. El estudio de estos vestigios únicos puede ayudar a comprender muchas cuestiones referentes al crecimiento y desarrollo de los individuos -ontogenia-, a las

interacciones entre los organismos y su ambiente –ecología–, la historia de las especies, cómo han ido evolucionando, adaptándose y diversificándose –filogenia–, hasta extinguirse o perdurar hasta el presente (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Larsen, 2002; Lieberman, 2011; Ubelaker, 2014; Lambert y Walker, 2018). No hay que olvidar que la interpretación de la variabilidad puede arrojar información tanto en el ámbito ontogenético como filogenético. Además, no solo nos ayudan a hipotetizar respecto a cómo han podido acontecer los hechos, sino que nos permiten conocer qué pasó y cuándo ocurrió (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Las investigaciones en el ámbito paleoantropológico han estado históricamente sesgadas hacia el estudio del cráneo adulto, llegando a considerar otros elementos óseos «invisibles» no relevantes o carentes de interés (Lieberman, 2011). Los restos patológicos y las evidencias de enfermedad eran consideradas también de interés general en la investigación, posiblemente debido a la formación biomédica de muchos de los investigadores (Ubelaker, 2014; Lambert y Walker, 2018).

La recuperación de los restos humanos de poblaciones del pasado o de homínidos fósiles, ligado al aumento del interés relativo a la evolución humana –paleoantropología– tiene unas raíces profundas en las aproximaciones antropológicas, o de la osteología humana, remontándonos desde el s. XVIII hasta la actualidad. Se puede considerar que, históricamente, la tendencia general de la investigación ha estado ampliamente centrada en el establecimiento de metodologías, buscando cuantificar la variación morfológica, mayoritariamente con el cráneo como pieza fundamental de estudio. De tal manera que los estudios de la forma del cráneo y de sus mediciones –craneometría– predominaron durante el s. XIX (Ubelaker, 2014), en el sentido de la clasificación taxonómica humana (Gould, 1978) debido a la creencia general de que el cráneo era la estructura clave para el interés académico (Ubelaker, 2014) en detrimento de otras unidades esqueléticas. En este escenario, el resto de elementos en general –y de los restos de individuos no adultos en particular– eran también considerados como de escaso valor antropológico, además de aparecer desarticulados (Halcrow y Tayles, 2011).

No obstante, la importancia atribuida al cráneo va más allá de su complejidad o del interés del cambio morfológico y evolutivo. El culto al cráneo se asocia a diversas y numerosas prácticas, que se remontan desde tiempos prehistóricos hasta la actualidad, abarcando todo el orbe (Campillo y Subirà, 2004). Se pueden encontrar multitud de ejemplos de prácticas realizadas sobre los huesos, durante la vida o sobre los restos

después de la muerte, intencionadas o fortuitas que implican, p. ej., cambios en la morfología de la bóveda craneal, trepanaciones, decoración de restos craneales, y su utilización como recipientes o útiles, así como su utilización como símbolo de poder, en prácticas de «caza de cabezas», en contextos bélicos o tribales (Campillo, 1993; Bello *et al.*, 2011; Tiesler, 2014; Lambert y Walker, 2018; Marginedas *et al.*, 2020). Estas evidencias han sido ampliamente estudiadas, posiblemente por su singularidad. Es por ello por lo que un minucioso estudio de los restos puede ayudar a diferenciar la variabilidad normal y patológica del cráneo, así como sus posibles modificaciones y cuándo acontecieron ya que, en contextos arqueológicos, las modificaciones o alteraciones pueden tener un posible origen tafonómico –cuestión que será abordada en el apartado 1.3.3– (Brothwell, 1987; Tiesler, 2014).

A finales del s. XVIII el análisis de restos esqueléticos comenzó a ganar importancia en el debate científico, relativo al origen y significado de la variabilidad biológica y cultural (Ubelaker, 2014; Lambert y Walker, 2018). De esta manera, durante el transcurso del s. XIX las investigaciones exploraban extensamente las metodologías craneométricas (Ubelaker, 2014), estableciendo una gran cantidad de mediciones, puntos de referencia y definiciones referentes al cráneo, muchas de los cuales siguen vigentes en la actualidad (White *et al.*, 2011).

En Europa occidental despertaron un alto interés los estudios, p. ej., de la diversidad humana basados en evidencias craneales del investigador alemán Johann Friedrich Blumenbach (1752-1840). Blumenbach, considerado el padre de la antropología física (Gould, 2007), impulsó la recolección sistemática de restos esqueléticos humanos para crear colecciones para la investigación, la mayor parte de índole privado o personal. De manera paralela en Estados Unidos, los estudios craneométricos realizados por Samuel George Morton (1799-1851) establecieron los cimientos del escenario de muchos de los estudios osteológicos realizados por antropólogos físicos durante el resto del s. XIX.

Morton, para testar sus ideas y explicar la variación humana, reunió una extensa colección de cráneos procedentes de todo el mundo para establecer una jerarquización por tipos de raza. Sus estudios sentaron las bases teóricas de la frenología, que consideraba que las diferencias en la forma del cráneo se correspondían con diferencias en la forma del cerebro y, en consecuencia, en diferencias de funciones cerebrales (Lambert y Walker, 2018). Incluso al propio término “raza” se le atribuye un posible origen de la palabra árabe *râs*, con el significado de cabeza, origen, comienzo,

descendencia, si bien la palabra en sus orígenes no tendría la connotación que adquiriría posteriormente. El uso de este término podría haberse extendido desde el sur de España –cuyos primeros registros de utilización se fechan en el s. XIV– hacia Francia, Alemania e Italia entre los s. XV al XVI, para posteriormente generalizarse su empleo en países del norte de Europa (Hannaford, 1996; Susanne *et al.*, 2005).

Este escenario propició que la mayor parte de las colecciones establecidas antes del s. XX estuvieran formadas por cráneos, sin mandíbula o restos poscraneales asociados (Lambert y Walker, 2018), y generalmente sin contar con información asociada, denotando un bajo interés en la consideración del contexto arqueológico del que procedían los restos (Zuckerman y Armelagos, 2011).

El cráneo era considerado el vestigio clave de la evolución humana. Podemos recapacitar, por ejemplo, sobre el impacto que tuvo el anuncio del descubrimiento en 1912 del «cráneo del Hombre de Piltdown», posiblemente el mayor fraude en el ámbito de la paleoantropología, ya que condicionó durante más de 40 años el curso de las teorías relativas a la evolución del linaje planteando que el cerebro –y con él, el cráneo que lo rodea– era la primera estructura en alcanzar la forma anatómica moderna, mientras que la mandíbula, la cara o el resto del cuerpo retendrían un aspecto arcaico, ideas que condicionaron los planteamientos científicos hasta la demostración de la falsedad de los restos en 1953 (Gould, 2009, 2010).

Debemos tener en mente que al interpretar los estudios «clásicos» se debe actuar con cautela e intentar no caer en juicios, ya que, nuestra visión actual está basada en todo el cúmulo de evidencias y resultados que nos precede. Ello nos permite tener una perspectiva privilegiada, desde nuestra atalaya del presente (González Martín, 2018). Será recomendable entender ciertos eventos y conceptos que han podido condicionar, dirigir o centralizar los estudios a lo largo de la historia de la antropología física, para así entender el escenario dentro del contexto social de la época en la que acontecieron, considerando, p. ej., la influencia linneana o darviniana en el ámbito científico, reflejada en el determinismo biológico y la categorización sistemática de los seres vivos, y del humano en particular, así como la formación biomédica de los investigadores de la época (Zuckerman y Armelagos, 2011).

1.3.2. Avances hacia la arqueobiología

Es un hecho que la mayor parte de las colecciones osteoarqueológicas establecidas antes del s. XX estaban formadas por cráneos adultos, generalmente sin mandíbula o restos poscraneales asociados, así como por elementos patológicos (Lieberman, 2011; Lambert y Walker, 2018) –que conforman la imagen que podemos tener de los clásicos gabinetes científicos de la época– y además, generalmente sin contar con información asociada a los restos o referentes al contexto arqueológico de procedencia (Zuckerman y Armelagos, 2011).

Con el paso del tiempo, y ya avanzado el s. XX, este ámbito de investigación evolucionará hacia una disciplina –la «**arqueobiología**» (del inglés «*bioarchaeology*» (Buikstra, 2017)–⁵ que enfatiza la necesidad de una aproximación integradora, uniendo la biología esquelética y la arqueología con el contexto cultural y el ambiente (Ubelaker, 2014). Todo ello contribuirá a una mayor comprensión de las circunstancias (Larsen, 2014), de las condiciones socioeconómicas, la calidad de vida, la alimentación, la salud y enfermedad, de los estilos de vida y actividad, en poblaciones del pasado (Larsen, 2002, 2017, 2018; Ubelaker, 2014; Beck, 2017).

La transición entre los enfoques de la investigación ha tenido lugar de manera progresiva, a medida que las metodologías se han especializado y perfeccionado y el acervo de conocimientos se ha incrementado. Así, hasta los años sesenta del s. XX no empezaron a ser estudiados los restos de individuos no adultos (González Martín, 2008), y no fue hasta el cambio de milenio que su estudio se consolidó (Halcrow y Ward, 2018), afrontando desde entonces algo así como un «momento dulce» para las investigaciones de individuos no adultos –según González Martín (2008)–, ya que su inclusión en las investigaciones continúa incrementándose (Halcrow y Tayles, 2011; Mays *et al.*, 2017; Lewis, 2018a). Dentro del prisma de la arqueobiología está actualmente reconocida la importancia de incluir a los individuos no adultos en los estudios para una mayor comprensión de las poblaciones del pasado, la sociedad y las culturas. Los restos infantiles son realmente unos actores especialmente importantes del pasado, que contribuyen e influyen en la interpretación que hagamos del registro arqueológico (Perry,

⁵ Considerando los términos arqueobiología y bioarqueología como sinónimos, desde el Laboratorio de Poblaciones del Pasado –LAPP– se promueve el uso de del primero, arqueobiología, con los vocablos en orden alfabético.

2008; Lewis, 2018a). Su estudio puede arrojar evidencias referentes a la variación biológica desde una perspectiva ontogenética y contribuir a definir patrones paleodemográficos relativos a la población original (Manifold, 2012). Sus esqueletos albergan una información valiosa referente a las condiciones físicas y sociales (Perry, 2008; Mays *et al.*, 2017; Lewis, 2018a) así como sobre su contribución, social y económica en las poblaciones pasadas (Mays *et al.*, 2017).

Además, la edad de los esqueletos de los individuos no adultos puede ser determinada de manera más precisa que en adultos (González Martín, 2008), ya que las metodologías de estimación de la edad están basadas en marcadores biológicos específicos del crecimiento y desarrollo –como la erupción y calcificación dental, o la fusión de las epífisis (Schaefer *et al.*, 2009; Cunningham *et al.*, 2016a)–. Considerar factores biológicos, como la edad de los individuos recuperados, también nos permitirá inferir sobre la salud y enfermedad de las poblaciones del pasado –paleoepidemiología, paleopatología–, así como los factores biomecánicos o ambientales que puedan influir en la estructura de los huesos (Ubelaker, 2014). Es necesaria cierta cautela a la hora de considerar la naturaleza dinámica del esqueleto, los patrones de crecimiento o las lesiones patológicas, ya que debemos recordar que en contextos arqueológicos los individuos no adultos representan una muestra de «no supervivientes». Sin embargo, ante la ausencia de evidencias o signos patológicos en el tejido óseo, habrá que considerar que estos individuos habrían muerto en etapas críticas de enfermedades antes de que se manifestara una respuesta reactiva en los huesos (Lewis, 2006; González Martín, 2008; Lewis, 2018a,b).

A su vez, trabajando en contextos arqueológicos no debemos olvidar que las prácticas culturales son concretas para cada sociedad. Los tipos de prácticas funerarias o tratamientos sobre los restos se han diversificado ampliamente en elaboradas prácticas o rituales culturales o religiosos, a lo largo del tiempo y del espacio (Lambert y Walker, 2018). Ello puede implicar un modo de tratamiento de los restos diferente según la edad y el sexo de los individuos variando el lugar de enterramiento, la práctica funeraria o el modo de enterramiento. En el caso de los individuos no adultos, también se puede relacionar con la interpretación del papel que ocupaban estos individuos dentro de la sociedad, cuándo adquirirían su identidad de género o su consideración como adultos, su exposición a enfermedades, a violencia, traumas, incluidos infanticidios o sacrificios (Perry, 2008; Mays *et al.*, 2017; Lewis, 2018b). Además, con frecuencia los trabajos de

excavación eran dirigidos por arqueólogos quienes estaban formados en el conocimiento referente al ajuar funerario o las estructuras arquitectónicas, mientras que en las ocasiones que se contaba con antropólogos, los restos óseos eran estudiados morfológicamente, desprovistos de su dimensión cultural (Duday, 1997). Realizar un estudio con una visión más amplia, arqueobiológica, incorporando infantiles y considerando datos arqueológicos, biológicos y culturales nos proporcionará una mayor visión para la interpretación de los resultados.

1.3.3. Preservación de los restos y alteraciones tafonómicas

A la hora de iniciar una investigación a partir de restos de origen arqueológico, una de las primeras preguntas que debemos plantear es qué trayectorias o qué procesos han acontecido en los huesos hasta que han sido recuperados para alcanzar un estado concreto –de preservación– en el cual se encuentran. Para estas cuestiones, la **tafonomía**, encargada del estudio de la fosilización (Lyman, 1994), nos permite valorar y comprender la influencia que diferentes factores pueden tener en la preservación o destrucción de los restos de un organismo (Millard, 2001).

El término tafonomía fue acuñado por el paleontólogo ruso I.A. Efremov (1940) y se refiere a «la ciencia de las leyes del enterramiento», para el estudio de la transición de los restos desde la biosfera a la litosfera, en todas sus dimensiones (Lyman, 2010), desde la muerte del individuo hasta la recuperación de los restos (Lyman, 1994). Surgida como subdisciplina de la paleontología, como nexo en contextos de investigaciones geológicas y biológicas (Efrenov, 1940), centraría su ámbito de análisis en el registro fósil principalmente. En la actualidad la disciplina ha experimentado un notable crecimiento. Se ha diversificado de tal manera que la aplicación de los conceptos tafonómicos se ha adoptado en todas las disciplinas implicadas en el estudio del pasado, ya nos refiramos al registro arqueológico, paleontológico o geológico. En el caso de las investigaciones de restos del ámbito de yacimientos arqueológicos (Grupe y Harbeck, 2015) las alteraciones se relacionan con magnitudes temporales de cientos o miles de años; o magnitudes de tiempo recientes desde las ciencias forenses en el estudio de cadáveres (Grupe, 2018). Estas disciplinas se enfrentan a problemas similares, y muchas de las aproximaciones metodológicas son comunes, si bien hay que considerar que en el caso del registro arqueológico se incluyen elementos o factores culturales ausentes en el registro fósil paleobiológico (Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2011).

El estudio de la fosilización se ha centrado históricamente en el estudio de las alteraciones previas al enterramiento final –bioestratinomía– y posteriores –diagénesis–. La primera fase, bioestratinomía, tiene lugar desde la muerte del organismo hasta su enterramiento final, e incluye eventos fundamentalmente macroscópicos, como el transporte o la desarticulación (Lyman, 1994; Millard, 2001). En el caso de los homínidos fósiles esta fase también se aplicaría con las mismas premisas como en otras especies animales, hasta que comienza la intencionalidad de las prácticas funerarias y de enterramiento (Grupe y Harbeck, 2015). La segunda etapa, llamada (fósil-) diagénesis, ocurre desde el enterramiento final hasta la recuperación de los restos y hace referencia a las interacciones entre los restos del individuo o sus partes con el sedimento. Esta fase interviene en mayor medida a nivel microscópico y puede incluir alteraciones biológicas, físicas o químicas (Henderson, 1987; Lyman, 1994; Millard, 2001; Grupe y Harbeck, 2015). Sin embargo, hay que considerar que la separación entre estas dos etapas –bioestratinomía y diagénesis– es difusa, por lo que establecer un límite entre ambas, entendidas como dos etapas consecutivas dentro del proceso de fosilización, deja de tener relevancia si consideramos que el proceso acontece de manera no lineal (Fernández-López, 2000).

• Factores intrínsecos y extrínsecos

Para entender la preservación de los restos esqueléticos humanos se debe atender a la existencia de factores **intrínsecos** –propiedades y resistencia de los restos– o **extrínsecos** –agentes físicos, químicos del medio (geológico y geográfico) y biológicos (acción de flora y fauna, o actividad del ser humano)–. Estos factores podrán expresarse de manera dependiente o independiente entre ellos; además, actuarán tanto a nivel macro como microscópico (Hanson y Buikstra, 1987; Henderson, 1987; Garland, 1989; Bello y Andrews, 2006; Manifold, 2013). Por ello, para comprender los procesos tafonómicos es necesario considerar variables –intrínsecas– como el tipo de tejido –hueso o diente–, el tamaño, forma y densidad de los huesos, así como variables como la edad, el sexo o posibles patologías de los individuos. También hay que tener en cuenta los factores extrínsecos, como influencias mecánicas, la presión del suelo, los movimientos microtectónicos, la profundidad del enterramiento, el tipo de sedimento y pH del sustrato; factores ambientales como la temperatura, las condiciones climáticas, la acción del agua, la acción de la flora y fauna, así como el impacto antrópico referente al tratamiento cultural del cuerpo tras la muerte, incluyendo el tipo de sepultura –p. ej., enterramiento o

la cremación– o tratamientos específicos para determinados grupos de edad o sexos –o la discriminación social de los mismos– ya que todos estos factores intervendrán en la preservación (Piepenbrink, 1986; Henderson, 1987; Lewis, 2006; Manifold, 2012, 2015).

Para revisar más ejemplos en la literatura según las variables que intervienen en la preservación de los restos humanos, se puede consultar Manifold (2015, Tabla 2), quien centra su artículo específicamente en la preservación de los individuos no adultos en el registro arqueológico. La edad también se ha considerado un factor relevante en la preservación. Muchos autores resaltan que los restos esqueléticos de los no adultos están frecuentemente limitados en número o mal preservados en el registro arqueológico. Las posibles causas tafonómicas de este fenómeno parecen estar relacionadas con su pequeño tamaño, la composición mineral, la porosidad, la densidad o la fragilidad del hueso, en el contexto de ser más delicados que los huesos de adultos, y significando que, a ciertas edades, los huesos pueden ser más susceptibles a deteriorarse. Este sesgo también podría derivar de la influencia humana, de la praxis en la excavación, la experiencia o las metodologías utilizadas en la recuperación o estudio de los restos (Henderson, 1987; Guy *et al.*, 1997; Lewis, 2006; Manifold, 2012, 2013).

Respecto a la preservación del cráneo como unidad se puede considerar que la forma, más que el tamaño, tendría una mayor relevancia como factor intrínseco siendo más susceptible a deformarse y agrietarse por la presión de la tierra, junto con cambios en la humedad o temperatura –factores extrínsecos–, situación similar a la que acontece, p. ej., en el coxal (Henderson, 1987). Bajo estas circunstancias, los cráneos de individuos recién nacidos pueden mostrar notables deformaciones debido a su naturaleza flexible (Tiesler, 2014). Los cráneos también serían más propensos a sufrir daños o roturas, particularmente durante la excavación (Henderson, 1987).

Todos los componentes del hueso, tanto de la matriz orgánica como de la mineral, son susceptibles de experimentar deterioro químico, partiendo del principio de que los restos no suelen encontrarse en equilibrio termodinámico con el entorno. Por ello, todos los eventos acontecidos son relevantes para la preservación –o destrucción– de los huesos, así como de los elementos y estructuras que los constituyen (Collins *et al.*, 2002). Además, una buena preservación macroscópica de los restos esqueléticos no será necesariamente indicativa de la integridad histomorfológica, ni de su antigüedad (Stout, 1978; Piepenbrink, 1986; Hanson y Buikstra, 1987; Garland, 1989, 1993; Hedges *et al.*, 1995; Hedges, 2002; Jans *et al.*, 2004; Kontopoulos *et al.*, 2016). De esta manera sería

necesario complementar el análisis de los procesos tafonómicos a nivel histológico, la **histotafonomía**, la alteración tafonómica a nivel microestructural (Bell, 2012b; Hollund *et al.*, 2018).

- **Histotafonomía**

Si el hueso se considera como un *composite*⁶ –con la matriz del colágeno como componente de proteínas principal y la HAp como mineral–, se estima que la íntima asociación entre las proteínas con los cristales de HAp establecen una protección frente a la acción enzimática, permitiendo la perdurabilidad de los componentes durante el enterramiento (Child, 1995a; Collins *et al.*, 2002). Se pueden identificar tres trayectorias de alteración o modificación tafonómica que pueden producir la transformación y/o deterioro de los restos óseos: 1) alteración química de la fracción mineral; 2) deterioro químico de la fase orgánica; 3) biodegradación, el ataque (micro)biológico (Collins *et al.*, 2002).

Durante la diagénesis principalmente, el hueso no se encuentra en equilibrio termodinámico con el medio, por lo que pueden ocurrir intercambios químicos con el entorno. De esta manera, puede tener lugar la disolución y sustituciones iónicas en la HAp, (Piepenbrink, 1989; Child, 1995a), donde la geometría estructural se puede preservar esencialmente intacta, por lo que no se verá afectada la integridad de la microestructura (Stout, 1978; Piepenbrink, 1989; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). Por otra parte, se puede producir la disolución y recristalización de la fracción mineral del tejido, produciendo cambios isomórficos o heteromórficos, dependiendo del pH y de la química del suelo, de la presencia de agentes quelantes o la percolación del agua (Child, 1995a). La recristalización puede generar en el hueso compuestos como la calcita, vivianita o brushita. La presencia de estos compuestos puede producir presiones internas en la estructura, al ser cristalina y de mayor tamaño respecto a la de los cristales de HAp. Estas presiones pueden desencadenar la generación de fisuras, que propicien otras alteraciones y el deterioro general del hueso (Hanson y Buikstra, 1987; Piepenbrink, 1989; Child,

⁶ En ciencias de los materiales *composite* se utiliza como sinónimo de «material compuesto», formado por la unión de dos o más componentes que dan lugar a uno nuevo con propiedades características específicas. El material compuesto está constituido por una matriz y una fase discontinua, llamada refuerzo, cuyos componentes no se disuelven o fusionan completamente unos con otros (Besednjak, 2005). Según la RANM, en medicina este término se utiliza para referirse a la «resina compuesta» utilizada en restauraciones dentales. Está integrada por partículas o fibras inorgánicas y por polímeros orgánicos (Real Academia Nacional de Medicina de España, RANM: Diccionario de términos médicos, 2012, <<http://dtme.ranm.es/>> [Consultado el 28/01/2021]).

1995a). Las transformaciones minerales expondrán de esta manera al colágeno a una degradación química o biológica más rápida. La matriz orgánica podrá modificarse químicamente, por autólisis o hidrólisis enzimática, si bien en condiciones normales en el enterramiento, la tasa a la que se produce el deterioro de biomoléculas es relativamente lenta por encontrarse protegido el colágeno al estar asociado a los cristales de HAP (Collins *et al.*, 2002).

La alta concentración mineral en el hueso en un principio inhibiría la acción microbiológica, pero el tamaño de la población de los microorganismos y los cambios de pH derivados de su actividad metabólica podrán influenciar en la perdurabilidad o degradación del tejido óseo en el enterramiento. Los cambios diagenéticos más comúnmente referenciados en la microestructura son atribuidos a microorganismos (Hackett, 1981; Hedges, 2002; Jans *et al.*, 2004; Nielsen-Marsh *et al.*, 2007; Booth, 2016; Kendall *et al.*, 2018). Estos penetrarían en el hueso por los espacios o cavidades vasculares, y crecerían expandiéndose en la matriz, utilizando la porción orgánica para su metabolismo mediante la acción enzimática, excretando metabolitos secundarios (Child, 1995a).

La descripción de las alteraciones producidas por microorganismos en los huesos y dientes tiene una larga trayectoria en la investigación, llamando la atención de los primeros microscopistas de finales del s. XIX (Bell, 2012a). Las primeras evidencias atribuidas a microorganismos fueron descritas por Karl Wedl en 1864 (citado en Hackett, 1981) atribuidas a hallazgos fortuitos en dientes (Jans *et al.*, 2002; Hollund *et al.*, 2018; Turner-Walker, 2019), y posteriormente descritas de manera similar por Roux (1887) y Schaffer (1895) (citados ambos en Hackett, 1981).

En la actualidad se sigue sin conocer qué agentes específicos son los causantes de las alteraciones. Generalmente en el ambiente terrestre estas alteraciones son atribuidas a bacterias, siendo estas las más comunes, a hongos y a diversos microorganismos. En ambientes marinos estos cambios suelen ir ligados con las cianobacterias y algunos tipos de hongos en medios marinos o lacustres (Pesquero *et al.*, 2010; Bell, 2012a; Barrientos *et al.*, 2016; Turner-Walker, 2019). Derivado del estudio de huesos arqueológicos y fósiles, así como de las experimentaciones actualistas, la mayoría de los cambios tafonómicos en huesos y dientes ya habían sido documentados hacia mediados de los años 70 (Bell, 2012a). Se pueden encontrar detalladas revisiones de esos pioneros trabajos en diversas publicaciones (p. ej., Hackett, 1981; Bell, 2012a).

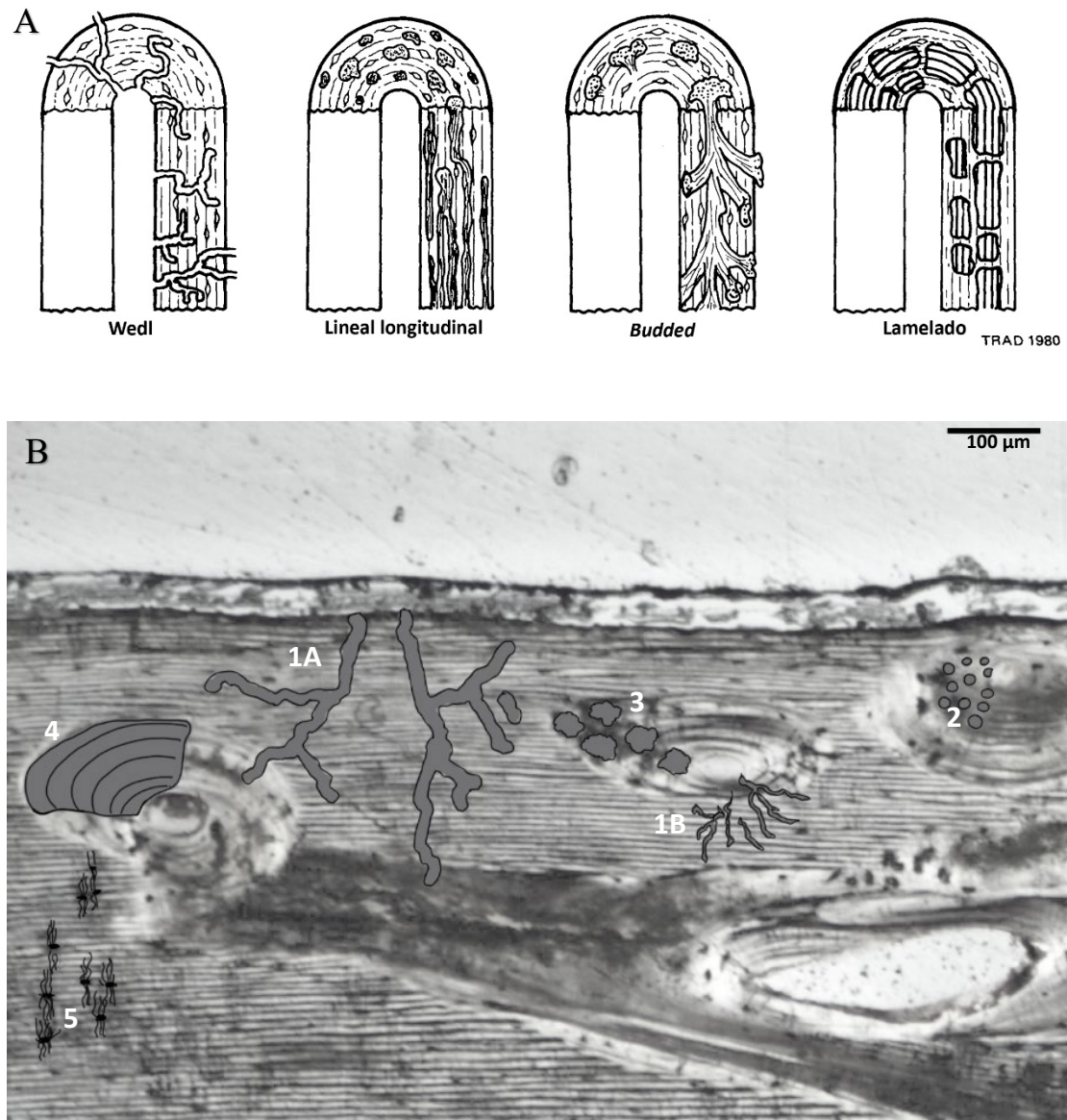


Figura 1.7. Morfología de las bioerosiones en forma de túneles / *foci*, causados posiblemente por hongos o cianobacterias (1,5) o bacterias (2-4). A) Representación de las destrucciones focales microscópicas – *MFD*– (modificado de Hackett, 1981). B) Sección histológica de la cortical ectocraneal de un parietal humano adulto –AL20021; muestra C3–. Representación esquemática de las bioerosiones (dibujado a partir de Jans (2008) y Brönningam *et al.* (2018). Representan: 1) Túneles tipo «Wedl» hongos o cianobacterias–: 1A) «Wedl» tipo1; 1B) «Wedl» tipo 2; 2) lineal longitudinal; 3) *budded*. 4) lamelado; 5) canaliculos elongados –posibles cianobacterias o «Wedl» tipo 2–.

La bioerosión, como término general para describir el proceso de destrucción o eliminación de un sustrato mineral por la acción directa de organismos (Neumann, 1966) producida por microbios, se identifica en forma de túneles, canales o *foci*, denominados en algunos de los primeros trabajos como *bohrkanäle* (Marchiafava *et al.*, 1974). Este tipo de erosión genera destrucciones focales microscópicas –*MFD*, del inglés *microscopic focal destruction*– (Hackett, 1981), de diferentes diámetros y morfologías (Fig. 1.7) –

túneles lineales longitudinales, ramificaciones frondosas (*budded*), lamelados–, y en algunos casos puede observarse una desmineralización y remineralización del tejido (Hackett, 1981). La caracterización de las alteraciones en los estudios histológicos se basa en la presencia y forma de las *MFD* en la cortical del hueso y en las frecuentes remineralizaciones, a partir de las descripciones e ilustraciones de Hackett (1981) (Fig. 1.7A) y reinterpretaciones por posteriores autores (Davis, 1997; Jans *et al.*, 2002; Jans, 2008; Brönnimann *et al.*, 2018) (Fig. 1.7B).

El origen de las alteraciones sigue siendo motivo de controversia, ya que la identificación de las bioerosiones puede variar dependiendo de la metodología utilizada (Hollund *et al.*, 2018; Turner-Walker, 2019). Por un lado, las recientes revisiones de algunos de los primeros trabajos atribuidos clásicamente a hongos como agentes diagenéticos, revelan resultados no concluyentes sobre la naturaleza de los agentes y ponen en cuestión el papel de los hongos en la degradación de los huesos, como fuente de nutrientes o como un mero medio (Jackes *et al.*, 2001; Turner-Walker, 2012, 2019; Kendall *et al.*, 2018; Galligani *et al.*, 2019). Por otra parte, de las observaciones se asumía que el cambio diagenético asociado a microorganismos acontecía tras la esqueletización de los restos (Bell, 2012a) y eran generados por la acción de microorganismos del suelo (Marchiafava *et al.*, 1974; Hackett, 1981; Piepenbrink, 1986, 1989; Hanson y Buikstra, 1987; Yoshino *et al.*, 1991; Fernández-Jalvo *et al.*, 2010; Turner-Walker, 2012, 2019). Desde los años 90, diversas investigaciones han cuestionado esta asunción planteando que bacterias endógenas, de la microbiota del aparato digestivo, también podían estar involucradas en este proceso histotafonómico que pueden llevar a replantear la interpretación tafonómica de las tempranas fases *post mortem* (Bell *et al.*, 1996; Trueman y Martill, 2002; Jans *et al.*, 2004; Nielsen-Marsh *et al.*, 2007; Jans, 2008, 2013; Bell, 2012a; White y Booth, 2014; Booth, 2016, 2017; Brönnimann *et al.*, 2018; Hollund *et al.*, 2018).

En el tejido óseo, además de la bioerosión, también se pueden identificar y cuantificar otras alteraciones, como las degradaciones generalizadas, la intensidad de la birrefringencia, la presencia de microfisuras, así como la presencia de material inclusivo –en los canales o cavidades vasculares– o infiltrado en la matriz ósea, que pueden también producir tinciones reconocibles en la matriz (Hackett, 1981; Garland *et al.*, 1988; Garland, 1989; Jans *et al.*, 2002; Hanson y Cain, 2007; Fernández-Jalvo *et al.*, 2010; White y Booth, 2014; Booth, 2017). Para cuantificar la alteración y permitir la

comparación entre individuos y contextos arqueológicos se han establecido índices que evalúan el grado de extensión de las *MFD*, como el «índice histológico de Oxford» –*OHI*, *Oxford histological index*– (Hedges *et al.*, 1995; Millard, 2001), o el análogo propuesto por Hollund (2012, 2018), el «índice general histológico» –*GHI*, *general histological index*– que además de la alteración microbiana considera otras alteraciones de origen no biológico en la microestructura.

Conocer los cambios y alteraciones de la microestructura de los restos esqueléticos será importante para determinar posibles contaminaciones e inferir sobre la «calidad» de los huesos, referida a la integridad de la matriz mineral y de colágeno. Ello permitirá plantear la aplicación de aquellas metodologías más acordes al estado de preservación de los restos (Bell, 2012b; Galligani *et al.*, 2019). Algunos ejemplos para los que puede resultar de utilidad incluyen la extracción de ADN antiguo o de biomoléculas de los restos –como lípidos o proteínas–; la realización de dataciones absolutas radiométricas –radiocarbono (C^{14}), series de uranio, calcio-41 o racemización de aminoácidos–. Conocer la integridad química de la microestructura de los tejidos mineralizados también será relevante para abordar el análisis de oligoelementos o de isótopos estables, aplicados a estudios de dieta o movilidad de poblaciones pasadas (Hanson y Buikstra, 1987; Grupe y Piepenbrink, 1989; Piepenbrink, 1989; Pfeiffer y Pinto, 2011; Bell, 2012b; Turner-Walker, 2019). La comprensión del estado de preservación microestructural también puede resultar conveniente para considerar actuaciones específicas para la óptima conservación y almacenamiento de los restos recuperados (Galligani *et al.*, 2019).

Existe un notable auge en las últimas décadas y por ello muchas investigaciones abordan el estudio microdiagnóstico en contextos arqueológicos humanos (Hackett, 1981; Piepenbrink, 1986; Child, 1995b; Jackes *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2002; Bell y Elkerton, 2008; Booth, 2014, 2016; Dal Sasso *et al.*, 2014; Booth y Madgwick, 2016; Kendall *et al.*, 2018; Brönnimann *et al.*, 2018; Hollund *et al.*, 2018; Galligani *et al.*, 2019). En el contexto de la arqueobiología, la aproximación histotafonómica puede, además, resultar una herramienta muy útil para conocer la variabilidad de las alteraciones acontecidas en diferentes huesos de un mismo individuo o en individuos de diferentes edades, entre contextos arqueológicos diferentes con prácticas funerarias específicas. Los resultados se pueden encuadrar, pues, en un contexto más amplio, si se considera además de los procesos tafonómicos, la biología del hueso, los contextos arqueológicos y las prácticas

culturales de las poblaciones del pasado. Finalmente, si se integra toda la información macro y microscópica podríamos interpretar la «calidad» del tejido óseo.

1.4 ANTECEDENTES

Estudios (paleo) histológicos del cráneo

«There is hardly anything in the literature regarding flat bones (especially cranial bones) of hominids. This may be due to their anatomical importance, which makes their curator hesitant to provide specimens for histological studies».

(Bartsiokas, 2002, p. 52)

A razón de las palabras de Bartsiokas (2002) casi dos décadas después se pueden evidenciar diversos avances metodológicos en el estudio de la microestructura del hueso; sin embargo, poco se ha avanzado respecto a las aproximaciones referentes a la histología de los huesos de la bóveda del neurocráneo. Históricamente se ha atribuido una gran importancia al estudio de la morfología del cráneo que ha propiciado un sesgo en las investigaciones hacia su estructura –macroscópica–. Sin embargo, sorprende comprobar que a nivel microscópico nos encontramos ante un escenario diametralmente opuesto, focalizado hacia el estudio de otros huesos, fundamentalmente largos u otros restos como, p. ej., las costillas, en los diferentes enfoques de estudios histológicos, tanto humanos como de otros animales, como se expondrá a continuación. Es muy probable, como apuntaba Bartsiokas (2002), que la propia importancia atribuida al cráneo genere reticencia a la hora de realizar estudios microscópicos sobre los huesos del cráneo, ya que la histología es una metodología invasiva y destructiva y ello puede ser la razón para priorizar la elección de otras muestras esqueléticas para los estudios. Dentro de la aproximación histológica, al estudio de la anatomía microscópica de los tejidos orgánicos –y concretamente del tejido óseo– se le pueden destacar dos aproximaciones: 1) la **histomorfológica**, que abarca el estudio de la composición y estructura microscópica (Tiesler *et al.*, 2006); 2) la **histomorfométrica**, que cuantifica los componentes

microestructurales de tejido esquelético y sus características (Stout y Crowder, 2012). Trabajar en esta escala microscópica nos permitirá obtener una información única, concerniente a la microestructura de los tejidos y elementos vasculares, que no se podrán obtener por la aplicación de otras metodologías (Tiesler *et al.*, 2006). Dentro también de este escenario, en el ámbito de estudio de la microestructura de restos arqueológicos o fósiles, se ha adoptado el uso del término **paleohistología**, cuya primera mención se atribuye a Moodie (1923) (citado en Garland, 1993), introduciéndola así en la literatura anglosajona (Schultz, 2001), y posteriormente definida por Graf (1949) para el examen de secciones microscópicas de seres del pasado y el reconocimiento de tejidos y de células en dichas secciones⁷.

Partiendo de una visión antropológica podemos distinguir varios enfoques en la investigación a nivel histológico del hueso, que incluyen: 1) Estudios ontogenéticos, evaluando el modelado óseo; 2) metodologías para la determinación de la edad, a partir del remodelado; 3) estudios taxonómicos, para la distinción del origen de restos esqueléticos –origen humano frente a otros animales, o de homínidos fósiles–; 4) estudios histotafonómicos, para evaluar la preservación microestructural y 5) estudios histopaleopatológicos.

1.4.1. Variación microestructural en la ontogenia

La literatura contiene numerosas referencias sobre la histología de la sección media de huesos largos humanos a partir de material de biopsias (Spatola *et al.*, 2012) o muestras *post mortem*, obtenidas de autopsias (Thomas y Clement, 2012) o de procedencia arqueológica (Cambra-Moo *et al.*, 2012; Pfeifer *et al.*, 2012). Numerosos autores han abordado el estudio de la variación de los huesos desde una perspectiva ontogenética, estudiando aspectos del modelado óseo en huesos largos tanto humanos (Goldman *et al.*, 2009; Cambra-Moo *et al.*, 2012, 2014; Schug y Goldman, 2014; Audijé-Gil, 2015; Maggiano *et al.*, 2015, 2016) como en animales, realizando aproximaciones actualistas (de Margerie *et al.*, 2002; McFarlin, 2006; Marín-Moratalla *et al.*, 2013; Cambra-Moo *et al.*, 2015; Jordana *et al.*, 2016; McFarlin *et al.*, 2016; Nacarino-Meneses *et al.*, 2016a, 2016b; Montoya-Sanhueza y Chinsamy, 2018; Nacarino-Meneses y Köhler, 2018). En determinados restos fósiles la aproximación paleohistológica puede no ser una

⁷ Graf (1949: p. 236): «It would seem rather natural to apply the word **paleohistology** to the examination of microscopical sections of ancient beings and the recognizing of tissues and cells in such sections».

vía de estudio factible debido a la necesidad de extraer un fragmento del resto original para su procesamiento histológico (Bartsiokas, 2002). En las colecciones de referencia de secciones histológicas de huesos humanos las láminas delgadas pueden proceder de diversas fuentes. Por una parte, las muestras obtenidas de biopsias o de autopsias permiten formar colecciones de huesos actuales y contar con información relativa al individuo y del historial clínico, si bien el acceso a este tipo de material implica una serie de complicaciones logísticas y responsabilidades bioéticas. Para la obtención de tejidos óseos por esta vía se requiere de la armoniosa colaboración con instituciones que puedan proveer de muestras de procedencia conocida, que cuenten de datos biométricos asociados y que consten de los permisos y consentimientos de donación para su uso en investigación. Además, en ocasiones conlleva la imposibilidad de elección del área a estudiar concreta (Thomas y Clement, 2012). Estas colecciones pueden aumentar de tamaño con la donación de las láminas delgadas de los trabajos de otros investigadores, incluyendo muestras de origen arqueológico (Spatola *et al.*, 2012). Con la estandarización de las descripciones y metodologías, las muestras de origen arqueobiológico pueden contribuir también a expandir el conocimiento de la biología del hueso desde enfoques antropológicos, biomédicos, forenses o de la preservación tafonómica de los restos óseos (Pfeiffer y Pinto, 2012).

Además de considerar los trabajos de Enlow y colaboradores referentes al modelado de estructuras craneofaciales (Enlow y Bang, 1965; Enlow, 1966a, 1968; Duterloo y Enlow, 1970), no se encuentran en la bibliografía aproximaciones histológicas al cráneo equiparables a las realizadas en huesos largos. Se ha utilizado una profusa variedad de metodologías no invasivas / no destructivas para abordar el estudio de la microestructura del cráneo, para la aproximación al crecimiento y desarrollo mediante los procesos de modelado y remodelado así como para analizar el sistema cráneo-vascular tanto de especies actuales como fósiles. Estas técnicas incluyen el uso del microscopio electrónico de barrido (SEM, del inglés *scanning electron microscope*) –para el estudio de las áreas de deposición y reabsorción superficiales de los huesos o a partir de réplicas, centradas generalmente en huesos del esplanocráneo (Kurihara *et al.*, 1980; Bromage, 1982; Martínez-Maza *et al.*, 2006; McCollum, 2008; Martínez-Maza *et al.*, 2010, 2013; Lacruz *et al.*, 2015, 2019) así como la región de la base del cráneo (Mowbray, 2005; Kranioti *et al.*, 2009)–, la tomografía computarizada (CT) –para el análisis del espesor craneal o el sistema cráneo-vascular (Skrzat *et al.*, 2004; Skrzat, 2006; Baral *et al.*, 2013; Barbeito-

Andrés *et al.*, 2015; Eisová *et al.*, 2016; Rangel-de Lázaro *et al.*, 2020), estudios de morfometría geométrica (Anzelmo *et al.*, 2013; Barbeito-Andrés *et al.*, 2015)–; la tomografía microcomputarizada (microCT) (Anderson *et al.*, 2006, 2014; Rühli *et al.*, 2007; Alexander *et al.*, 2019) y el sincrotrón basado en CT (Sanchez *et al.*, 2012).

Particularmente, los estudios relativos al espesor de los huesos de la bóveda craneal, la cuantificación de sus tres capas, o la aproximación al estudio de los canales vasculares, han sido estudiados extensamente en la bibliografía, con diferentes enfoques para la comparativa entre grupos poblacionales, para establecer relaciones entre el espesor y la edad o el sexo de los individuos o la vinculación con patologías o en la comparación entre homínidos fósiles y humanos actuales (Roche, 1953; Lieberman, 1996; Elahi, 1997; Ross *et al.*, 1998; Hwang *et al.*, 1999; Lynnerup, 2001; Lynnerup *et al.*, 2005; Balzeau, 2006, 2013; Marsh y Marsh, 2013; Lillie *et al.*, 2016; Boruah *et al.*, 2015; Lillie *et al.*, 2015; de Boer *et al.*, 2016; Beaudet *et al.*, 2018; del Olmo Lianes *et al.*, 2019, entre otros). De su interpretación general podemos evidenciar que los resultados entre autores son frecuentemente contradictorios y presentan ciertas limitaciones inherentes a las diferentes metodologías utilizadas (Elahi *et al.*, 1999; Hatipoglu *et al.*, 2008; Cho y Hwang, 2012; Trammell, 2012), evidenciando que no existe un consenso entre los cambios morfológicos observados en los huesos del cráneo. Sin embargo, algunos autores siguen señalando la evidente carencia de datos referentes a la microestructura, de cómo acontece su modelado y remodelado interno, considerando además la importancia clínica que tienen los huesos intramembranosos del neurocráneo en los bioimplantes, como potencial fuente de tejido óseo para implantes autógenos (Boyde *et al.*, 1990; Elahi, 1997; Hwang *et al.*, 1999, 2000; Jung *et al.*, 2003; Le Lorc'h-Bukiet *et al.*, 2005; Torres-Lagares *et al.*, 2010; de Souza Fernandes *et al.*, 2011; Cho y Hwang, 2012). La evaluación directa de los tejidos óseos a través de sección histológica puede contribuir a ampliar el conocimiento referente a su organización microestructural, aplicable tanto a la ontogenia del cráneo humano, así como para inferir sobre la evolución (Bartsiakos, 2002; Martínez-Maza *et al.*, 2006).

1.4.2. Métodos histológicos para la determinación de la edad

Una de las aproximaciones más extendidas en histología ósea humana son las metodologías para la determinación de la edad de muerte. Basadas en la cuantificación de las estructuras y variables derivadas del remodelado óseo secundario –osteonas

secundarias, completas o parciales, cavidades de reabsorción—, parten considerando que el reemplazo óseo secundario se produce de manera acumulativa al avanzar la edad de los individuos (Crowder, 2009; Stout y Crowder, 2012; Gocha *et al.*, 2018). La aproximación histomorfométrica ha sido extensamente abordada como metodología auxiliar para la determinación de la edad de individuos adultos, para intentar ajustar los rangos obtenidos mediante metodologías macroscópicas. Como otros métodos, su aplicación estará limitada a los huesos y a los rangos de edad a partir de los cuales han sido calculados. La mayoría de los métodos suelen basarse en una muestra muy limitada o con ausencia de individuos no adultos, por lo que estas metodologías no serán aplicables a la estimación de su edad, ya que tendrán una histomorfología única y compleja, derivada del crecimiento, modelado y de la deriva cortical que acontece en los huesos (Streeter, 2012; Gocha *et al.*, 2018). Con todo ello, los pocos estudios que han analizado la histomorfología de los huesos de la bóveda del cráneo para métodos de estimación de la edad no aportan resultados concluyentes, debido a la poca correlación obtenida para las variables del remodelado óseo con la edad (Cool *et al.*, 1995; Crowder, 2009; Gocha *et al.*, 2018), estimados para el hueso frontal (Curtis y Nawrocki, 2010), parietal (Clark, 1987, citado en Crowder, 2009; Cho y Hwang, 2012) y occipital (Cool *et al.*, 1995).

La mayoría de las estimaciones histológicas se realizan a partir de huesos largos o costillas. Considerando que las fuerzas biomecánicas, la orientación de los canales vasculares y de las estructuras histológicas, así como otros factores, difieren entre huesos, la realización de estudios comparativos no siempre es posible. Al no ser incluidos entre la muestra de estudio huesos del cráneo, muchos de los aspectos importantes de su estructura permanecen sin ser conocidos (Bartsiokas, 2002; Hillier y Bell, 2007; Trammell, 2012; García Gil *et al.*, 2016). Es el caso p. ej., de los huesos largos, que disponen de un eje principal axial y ejercen de sostén del cuerpo. Considerando los planteamientos de Julius Wolff (1870) en la diáfisis de los huesos largos, la forma, el tamaño y la estructura en diferentes secciones reflejan la respuesta dinámica a las cargas mecánicas derivadas de la actividad (Tiesler *et al.*, 2006). Debemos considerar que las fuerzas que actúan en otros huesos del organismo están ausentes en los huesos del cráneo, que presentarán un menor remodelado biomecánico (Cho y Hwang, 2012), por lo que el papel de las osteonas secundarias en los huesos del neurocráneo sigue siendo discutido (Hillier y Bell, 2007; Trammell, 2012).

La variación de la microestructura también puede ser utilizada para obtener información de los estilos de vida, considerando variables socioeconómicas (Schug y Goldman, 2014; Miskiewicz y Mahoney, 2016), si bien, teniendo en cuenta la gran variación inherente a las estructuras, los datos histomorfológicos no siempre podrán ser utilizados para reconstruir aspectos del comportamiento o de la actividad física de las poblaciones humanas del pasado (Pfeiffer *et al.*, 2006).

1.4.3. Identificación histológica del origen de los huesos (humano vs. animal)

Tanto en contextos arqueológicos como forenses es habitual que los restos óseos se presenten fragmentados o alterados por la acción antrópica sobre los restos del individuo –p. ej., que hayan sido expuestos a tratamientos térmicos, cremados (Cambra-Moo *et al.*, 2018)–, y en los que la identificación macroscópica o por medio de otros métodos moleculares no resulte concluyente para la identificación del origen de los restos –la especie, el tipo de hueso–. Según de Ricqlès (2011), este también habría sido el propósito original de la paleohistología, distinguir caracteres diagnósticos en la estructura ósea de tetrápodos para su aplicación a la correcta identificación de fragmentos fósiles (de Ricqlès, 2011). Las primeras publicaciones referentes a la histomorfología comparada fueron realizadas a mediados del s. XIX –Queckett (1855) y posteriormente Gervais (revisado en de Ricqlès *et al.*, 2009)–. Estas pioneras exploraciones consistían en descripciones detalladas de diferentes grupos de vertebrados, incluyendo mamíferos y humanos, generalmente sin datos cuantitativos, como también lo son los posteriores trabajos de Enlow y Brown (1956-1957, 1958) (de Ricqlès, 2007, 2011; Hillier y Bell, 2007) así como de Ricqlès (1975).

Se puede tomar como ejemplo las muestras del volumen de Queckett (1855), en el que se describen un total de 945 preparaciones histológicas, 397 de mamíferos, de las cuales 69 descripciones correspondientes a huesos humanos (~ 7 %), dentro de las cuales encontraremos 12 referidas a huesos del cráneo (~ 17 % de las muestras de huesos humanos), once de ellas de adulto –dos de hueso frontal, tres de parietal, dos de hueso petroso, tres de mandíbula y una muestra de hueso etmoides–, y una muestra corresponde a hueso parietal perinatal. También se pueden encontrar dibujos de dos de las muestras en cinco figuras, algunas de ellas representadas en la anterior Fig. 1.2C-F. (Queckett, 1855 lámina XV (Fig. 1-4; Fig. 8-9)). Del trabajo de Queckett queda patente que en su

exploración busca explicar la gran diversidad de muestras entre especies, entre muestras de un mismo hueso o en diferentes ángulos de corte.

Sobre este tema se han realizado un gran número de aproximaciones, con objeto de tratar de diferenciar los restos humanos respecto a otros animales, combinando para ello metodologías tanto histomorfológicas, como cuantitativas (Locke, 2004; Cuijpers, 2006, 2009; Hillier y Bell, 2007; Martiniaková *et al.*, 2007; Schug y Gray, 2011; Mulhern y Ubelaker, 2012; Brits *et al.*, 2014; Cummaudo *et al.*, 2019; Lagacé *et al.*, 2020). Estos trabajos comparten todos una perspectiva en común: centran su estudio en los huesos largos, fundamentalmente en el fémur y/o húmero, si bien en algunas ocasiones se incluyen otros huesos como costillas (Dominguez y Crowder, 2012; Lagacé *et al.*, 2020) o mandíbulas (Sawada *et al.*, 2014). A este respecto, nos encontramos nuevamente con que los estudios realizados sobre huesos del cráneo son muy escasos. Cattaneo *et al.* (2009) analizan la posible aplicabilidad de una metodología cuantitativa –una ecuación canónica discriminante– (Cattaneo *et al.*, 1999) calculada previamente a partir de huesos largos de individuos adultos para su aplicación en huesos planos –escápula y huesos del cráneo– y comprobar su fiabilidad en la asignación taxonómica, considerando también muestras de individuos no adultos. Al igual que ocurre con las metodologías histológicas de determinación de la edad, de sus análisis se puede interpretar que para obtener resultados de asignación correctos es necesario, al menos para los restos humanos, la aplicación de las ecuaciones en los mismos tipos de hueso y rangos de edad a partir de los cuales se han calculado. Simmons *et al.* (2016) abordan el estudio comparado de muestras exclusivamente craneales de seis humanos –de hueso parietal– frente a otras cinco especies de mamíferos domésticos –hueso frontal, parietal y/u occipital–, así como muestras de los mismos especímenes sometidas a tratamientos térmicos, estableciendo un árbol de decisión para su identificación y clasificación a partir de la histología, si bien sorprendentemente no especifican la localización concreta de las muestras estudiadas.

En algunas publicaciones se incluyen diferentes huesos de un mismo individuo (Cuijpers, 2006, 2009). Para evaluar la variación intraindividual, Cummaudo *et al.* (2018) estudian 49 secciones de huesos de un mismo esqueleto adulto, incluyendo huesos largos, irregulares y planos, incluyendo en su estudio cinco muestras del cráneo –glabella, región fronto-zigomática, parietal, occipital, y petroso del temporal–.

En el caso de los homínidos fósiles, las aplicaciones paleohistológicas no están extendidas en favor de otras metodologías no invasivas, que no alteren o necesiten de la extracción de muestras, como es el caso p. ej. de los estudios a partir de réplicas de la superficie y su análisis en el microscopio electrónico de barrido anteriormente citadas. Aún más considerando la importancia atribuida en antropología al cráneo, como indica Bartsiokas (2002) en su estudio, en el que deja patente la falta de conocimientos referentes a la microestructura del cráneo de homínidos –*hominids* [sic]–. En el ámbito de la paleoantropología, como expone Schultz, (1999) en su estudio –en el que incluye diez muestras fósiles, ocho de ellas de diferentes grupos de homínidos, incluyendo muestras del neurocráneo– el análisis histomorfológico aportará algunas evidencias únicas, que no podrán ser comprobadas mediante el análisis macroscópico u otras metodologías, siendo una herramienta que puede resultar de gran valor para la diferenciación taxonómica y las relaciones filogenéticas, para la interpretación de la microanatomía funcional o incluso inferir sobre la evaluación paleopatológica (Schultz, 1999; Schultz y Schmidt-Schultz, 2015b).

1.4.4. ¿Alteraciones? Histotafonomía y paleohistopatología

Se podría considerar que la histopatología y la histotafonomía tienen un origen vinculado. Mientras que las exploraciones histopatológicas parecen derivar de investigaciones dirigidas a ese fin, en las exploraciones de muestras histológicas de finales del s. XIX, como ya se ha comentado, se observaron unas aparentes alteraciones en el tejido –en dientes y huesos– en forma de túneles, que si bien fueron observadas primeramente de manera fortuita, fueron consideradas como «pseudopatologías» (Well 1964, citado en Schultz (1993), relacionándolas desde el comienzo con posibles alteraciones producidas por hongos y otros microorganismos del enterramiento (Hackett, 1981). Muchos de estos análisis estaban dirigidos por investigadores con formación biomédica. Podemos p. ej., recordar la trayectoria del australiano Cecil. J. Hackett (1905–1995), médico, antropólogo físico (Jones, 2020) e investigador con una larga trayectoria en el análisis histopatológico de restos óseos (Schultz, 1993), reconocido por su contribución a la comprensión de la expansión de la sífilis y la trepanomatosis, estudiando los cambios macro y microscópicos de los restos (Hackett, 1976). Hackett, a su vez es una de las figuras reconocidas en el campo de la histotafonomía por su investigación y propuesta de clasificación de las alteraciones microbianas –*MFD*– en el tejido óseo (Hackett, 1981).

Mientras que en los estudios histotafonómicos se encuentra la misma tendencia general de priorizar los estudios histológicos sobre huesos largos, es en el ámbito de la paleohistopatología donde podemos encontrar diversos estudios centrados en el cráneo, que incluyen huesos de la bóveda craneal con signos patológicos (Williams *et al.*, 1975; Hackett, 1976; Schultz, 1993, 2001, 2003; HersHKovitz *et al.*, 1999a; HersHKovitz *et al.*, 2002; Rühli *et al.*, 2007; Schultz y Schmidt-Schultz, 2015a), considerando la histopatología como una metodología potencialmente útil para complementar el diagnóstico macroscópico, evaluando las evidencias y signos patológicos según la interpretación de las reacciones del modelado o remodelado óseo y de la organización de los tejidos.



Capítulo 2

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Si se consideran los diferentes enfoques que hemos recorrido en la introducción en relación con las investigaciones histológicas –referentes a la variación histológica de los huesos del cráneo– será necesario tener en cuenta la imperante necesidad de aumentar nuestros conocimientos sobre la variabilidad de la organización microscópica de los huesos que se van a estudiar a fin de poder plantear cualquier aproximación. La mayoría de los datos conocidos sobre la histología del hueso humano –relativos al modelado y remodelado craneal– provienen fundamentalmente de métodos histológicos o de la utilización de otros tipos de técnicas –no invasivas como p. ej. el microscopio electrónico de barrido (*SEM*) o la tomografía computarizada (CT)–. Estos estudios se han realizado principalmente en huesos del esplanocráneo –maxila y mandíbula (Enlow, 1968; Rosas, 1992; Enlow y Hans, 1996; Martínez Maza, 2007; Freidline *et al.*, 2017)– y de la base del cráneo (Duterloo y Enlow, 1970; Rosas, 1992; Lieberman, 2011) valorando el cambio y la evolución de la flexión de la base del cráneo –en relación con la adaptación al bipedalismo– o de los cambios del prognatismo facial y adaptación del aparato masticador. En determinados restos fósiles la aproximación paleohistológica puede no ser una vía de estudio factible debido a la necesidad de extraer un fragmento del resto original para su procesamiento histológico.

Además, por otra parte, nos encontramos ante un panorama general en el que los términos, las descripciones, así como las representaciones de la organización histológica se han erigido en función de aquellas estructuras que caracterizan los huesos largos –tomados como modelo–, por lo que se ha generado un vacío de evidencias referentes a la histomorfología de los huesos intramembranosos del neurocráneo.

Los huesos del cráneo –y específicamente la bóveda craneal– tienen origen, morfología (macro y micro), función, así como organización histológica diferente al resto de huesos (Hillier y Bell, 2007; Percival y Richtsmeier, 2013; Percival *et al.*, 2017). Por ello, no es posible utilizar modelos basados en otros elementos esqueléticos en la interpretación de los procesos de modelado y remodelado del cráneo o de su preservación –macro y microscópica– (Henderson, 1987). A pesar de que tal y como se ha expuesto anteriormente se han realizado multitud de aproximaciones desde ámbitos de investigación dispares, esta tesis plantea el objetivo general de comprobar, en primer lugar, si la preservación diferencial descrita por otros autores presenta algún tipo de sesgo

en relación con factores externos –p. ej., yacimiento– o internos –p. ej., individuo, el tipo de hueso–. Al estudiar material procedente de diferentes contextos arqueológicos debemos considerar la preservación de los restos, ya que con ello será posible conocer con más detalle los cambios acontecidos en los huesos y su estado de preservación. En segundo lugar, se plantea analizar y aportar conocimientos respecto a la organización microanatómica de tres huesos del neurocráneo de origen intramembranoso –que constituyen la bóveda craneal o el dermatocráneo–, el hueso frontal, el hueso parietal y el hueso occipital. Además, el estudio de individuos de diferentes edades contribuirá a comprender la variación y a establecer un esquema básico de la organización de los tejidos y sus compartimentos. La posibilidad de contar también con muestras histológicas de huesos largos de los mismos individuos permitirá comparar la variabilidad de los tejidos óseos en dos escalas, intra e interindividual. Todo ello permitirá disponer de datos sobre la histomorfología craneal y así poder inferir sobre los procesos de modelado y remodelado, que darán forma a estos huesos durante el crecimiento y desarrollo.

Por tanto, este proyecto de investigación pretende comenzar a adentrarse en el estudio del modelado y el remodelado de los huesos del neurocráneo desde una perspectiva arqueobiológica. Se ha dividido en cuatro bloques referentes a la preservación, la histomorfología, la compartimentalización y los modelos de crecimiento y desarrollo y se fundamenta en las siguientes hipótesis y objetivos específicos:

Hipótesis 1. Existen diferencias de preservación de los restos óseos entre distintos yacimientos, entre individuos de un mismo yacimiento de diferentes edades y entre huesos de un mismo individuo. En referencia a los huesos del cráneo se considera que los huesos de organización esponjosa –como los huesos del neurocráneo– son más susceptibles a presentar alteraciones tafonómicas respecto a otros huesos compactos, como los huesos largos. De esta forma, para contribuir a la comprensión de la preservación de los huesos del cráneo se plantea:

Objetivo 1. Evaluar la preservación macro y microscópica de los huesos considerando los diferentes contextos arqueológicos de los que proceden las muestras.

Objetivo 1.1. Analizar el estado de preservación de los restos en función de los yacimientos de procedencia y considerando su contexto.

Para abordar este punto, se estudiarán cráneos y huesos aislados del cráneo de tres yacimientos diferentes de la península ibérica: i) un osario medieval (Almansa, España, s. XII-XVIII) –véase el apartado 3.1.1, del capítulo 3–; ii) individuos procedentes del cementerio medieval hispanomusulmán de San Nicolás (Murcia, España, s. XI-XIII) –véase apartado 3.1.2–; iii) como caso aplicado de estudio se incluirá el análisis de los primeros restos óseos conocidos asociados a un megalito neolítico localizado en Aguilar de Anguita (Guadalajara, España; 5000 ± 30 AP), excavado a principios del s. XIX –véase el apartado 3.1.3, del capítulo 3–.

Objetivo 1.2. Evaluar la preservación de los huesos en individuos de diferentes edades, analizando diferentes huesos de un mismo individuo y comparando diferentes unidades esqueléticas.

En esta tesis, en el capítulo 4, se estudiarán tres huesos del neurocráneo –frontal, parietal y occipital– de los huesos e individuos no adultos seleccionados de las colecciones de Almansa y de San Nicolás. Además, en los individuos de San Nicolás se analizarán también los húmeros.

Hipótesis 2. La sección histológica puede interpretarse como un reflejo de los diferentes eventos del modelado y remodelado de los huesos con la edad. Al considerar el estudio de individuos no adultos –los cuales se encontraban en crecimiento en el momento de su muerte– se plantea:

Objetivo 2. Ampliar el conocimiento referente a la distribución de los tipos de tejido en muestras histológicas del cráneo de diferentes edades. Al proceder las muestras de diferentes colecciones este objetivo se ha dividido en varios subapartados según cada colección:

Objetivo 2.1. Analizar la organización y variabilidad histológica de tres huesos del cráneo en diferentes etapas del desarrollo, desde la edad perinatal al adulto.

Para ello, en el capítulo 5 se analizarán de manera comparativa las secciones histológicas pertenecientes a individuos de diferentes grupos de edad de las colecciones analizadas. De la colección de Almansa se estudiarán 31 secciones histológicas correspondientes a tres cráneos –niño, adolescente y adulto joven– y tres huesos perinatales aislados. De la colección de San Nicolás se analizarán 36

secciones histológicas pertenecientes a 12 individuos –desde infantiles a adulto joven–. De la colección del dolmen del Portillo de las Cortes se estudiará una sección histológica de hueso parietal.

Objetivo 2.2. Comparar la variabilidad histología obtenida del estudio de huesos del cráneo y de huesos largos –húmeros– para evaluar la existencia de diferencias en la organización de los tejidos y su vascularización, como reflejo de la morfología y/o función estructural de los huesos planos frente a huesos largos.

En esta tesis doctoral, en el apartado 5.1.2.2 del capítulo 5 se analizarán en los individuos de San Nicolás los húmeros izquierdos de los 12 individuos seleccionados, para su comparación con los respectivos huesos craneales.

Hipótesis 3. La extensión de los compartimentos –meso y microestructurales– varía a nivel individual –entre los huesos frontal, parietal y occipital del cráneo– y entre individuos de diferentes edades. Además, los huesos del cráneo se definen como organizados en tres tablas o láminas: dos tablas corticales –externa e internas– formadas por tejido compacto y entre ambas una tabla de tejido esponjoso –la diploe–. Con estos planteamientos:

Objetivo 3. Contribuir al conocimiento de la compartimentalización de los diferentes huesos del cráneo en la ontogenia.

Objetivo 3.1. Analizar la compartimentalización de la sección histológica completa de los huesos de los individuos seleccionados de cada colección.

En esta tesis las muestras analizadas en los capítulos 4 y 5 se procesarán dibujando las variables a cuantificar directamente sobre las imágenes de las secciones histológicas mediante un programa de análisis de sistemas de información geográfica –SIG– (véase apartado 3.4.3, del capítulo 3), desde la perspectiva de las diferencias entre las secciones de individuos a diferentes edades, la variación a nivel intraindividual, así como la comparación entre la compartimentalización de los huesos del cráneo y huesos largos.

Objetivo 3.2. Realizar una aproximación el análisis espacial de la sección en dos mitades: sección media externa –ectocraneal (SME)– y sección media interna –o intracraneal (SMI)–.

Para ello, en esta tesis se evaluará en cada sección media cuantificada –externa e interna– la distribución de los compartimentos. De esta forma se pretende contribuir a la comprensión de la organización mesoestructural en diferentes grupos de edad y a su comparación con la clásica división de la sección de los huesos del cráneo en tres capas de tejido –tabla externa, interna y diploe–.

Hipótesis 4. Se pueden realizar inferencias en relación con la determinación de la edad o la identificación de las especies de origen a partir de metodologías estandarizadas histológicas –histomorfométricas o histomorfológicas– que dependen de los tipos huesos y rangos de edad a partir de las cuales fueron establecidas –para más detalles véanse los apartados 1.4.2 y 1.4.3 del capítulo 1–. Estos estudios han sido escasamente explorados en los huesos del cráneo, en comparación con los análisis realizados en huesos largos. Por ello se plantea:

Objetivo 4. Proponer un modelo de inferencia a partir de los datos obtenidos a la interpretación histomorfológica de los huesos del cráneo para su aplicación al caso de estudio: el hueso parietal asociado al dolmen del Portillo de las Cortes.

Para abordar este objetivo se considerará tanto los resultados histológicos –obtenidos en el capítulo 5– como los resultados de la compartimentalización –del capítulo 6– de las secciones histológicas de hueso parietal procedentes todas de la misma área del hueso.

Hipótesis 5. Los huesos del cráneo crecen y se desarrollan de acuerdo con unos patrones de modelado y remodelado concretos modificando su estructura macro y microscópica. Con el fin analizar estos procesos, se plantea:

Objetivo 5. Contribuir al conocimiento de los modelos de desarrollo en diferentes etapas de la ontogenia de la bóveda craneal para corroborar si la interpretación de los datos histomorfológicos y de la compartimentalización se corresponde con algún patrón de desarrollo identificable.

En este sentido, el capítulo 7 se planteará como discusión general de la tesis, en el que se integrarán los resultados histológicos y de la compartimentalización (capítulos 5 y 6 respectivamente) relacionándolo con los procesos de modelado y remodelado, para aportar conocimiento referente al cambio microanatómicos de los huesos del

neurocráneo con la edad, y se tendrá presente las posibles limitaciones relacionadas con el estado de preservación de los restos óseos, así como su procedencia arqueológica (capítulo 4).

En la Tabla 2.1 se sintetiza la información relativa a los objetivos planteados y los capítulos del bloque de resultados y discusión que corresponden a objetivo específico.

Tabla 2.1. Relación de objetivos y capítulos donde son alcanzados, así como las páginas correspondientes en la presente tesis.

Objetivo	Capítulos	Paginación tesis
1	Capítulo 4. Preservación de los huesos	115 - 156
2	Capítulo 5. Histomorfología: tejidos y vascularización	157 - 194
3	Capítulo 6. Compartimentalización	195 - 234
4	Capítulos 5, 6.	157 - 234
5	Capítulo 7. Discusión general: patrones de crecimiento del neurocráneo	235 - 251



Capítulo 3

MATERIAL Y MÉTODOS

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Información de los yacimientos

La muestra para el estudio histológico a través de sección histológica fue seleccionada de dos colecciones osteoarqueológicas medievales españolas que se encuentran depositadas en el Laboratorio de Poblaciones del Pasado (LAPP). Ambas colecciones se diferencian, además de la procedencia geográfica, en la práctica cultural asociada al enterramiento de los individuos como se expondrá a continuación. Además, se incluyó como caso aplicado de estudio una muestra datada como neolítica extraída de los restos recuperados a comienzos del s. XX, asociada a un dolmen de la provincia de Guadalajara, que se encuentran depositados en el Museo Arqueológico Nacional (MAN). Para situar a los individuos dentro de su contexto arqueológico a continuación se exponen algunas de las características principales de los yacimientos y datos referentes a la excavación, que podemos recoger de trabajos previos sobre estas colecciones.

3.1.1. Osario de la iglesia de Santa María de la Soledad (Almansa, Albacete s. XII-XVIII)

En 2008 fueron hallados en la ciudad de Almansa (Albacete) abundantes restos óseos durante los trabajos de demolición de un solar en el casco histórico de la ciudad, en la falda del Cerro del Águila, que está coronado por el castillo medieval de la ciudad (Aguilar Lazagabaster, 2011). La excavación, realizada por el arqueólogo Enrique Gil, fue gestionada como una intervención de urgencia y varios factores condicionaron la actuación. Además de la limitación temporal que suele relacionarse con este tipo de intervenciones —excavada entre los meses de julio y septiembre de 2008—, el depósito se encontraba en un entorno complejo al quedar expuesto de manera vertical, lo que condicionó la metodología de excavación. Con ello, los datos referentes a las cotas que se anotaron durante los trabajos de campo fueron descartados con posterioridad, ya que se consideró que todos los restos pertenecían a una única unidad estratigráfica.

Los restos esqueléticos estaban depositados formando una gran acumulación secundaria, sin presentar conexión anatómica, por lo que se dedujo que el conjunto de restos conformaba un osario, una reagrupación colectiva de restos procedentes de una monda eclesiástica relacionado con la gestión del cementerio de la antigua iglesia medieval de Santa María de la Soledad, que habría estado emplazada en la falda sureste del cerro del castillo. Con la monda se realizó una reducción de cuerpos esquelizados que, tras su desarticulación y manipulación, fueron trasladados a otro emplazamiento –procedimiento habitual para la reutilización del espacio funerario (Knüsel, 2014)–. De la interpretación arqueológica se propuso que los restos esqueléticos de los enterramientos, datados entre los siglos XII–XVIII, fueron trasladados al depósito secundario a comienzos del siglo XVIII, formando así el osario (Aguilar Lazagabaster, 2011).

Aproximadamente la mitad de la colección recuperada fue trasladada al LAPP en el año 2010 donde fue depositada para la realización de las tareas pertinentes de conservación y estudio, que incluyen la limpieza, inventario y posterior almacenamiento de los restos esqueléticos. La colección osteológica se estima que está formada por un número mínimo de individuos –NMI– superior a 200. En una aproximación preliminar a partir de los restos almacenados en el LAPP se estimó que la colección estaba compuesta por un NMI de 158, de los cuales un 40 % ($n = 63$) corresponderían a individuos no adultos (Aguilar Lazagabaster, 2011). La distribución de edades y la frecuencia de sexos obtenidas son compatibles con los perfiles de mortalidad natural de poblaciones arqueológicas. De manera general, los restos de la colección presentan una buena preservación macroscópica. Esta es una de las razones por las cuales la colección puede ser considerada un buen ejemplo a la hora de plantear trabajos de investigación donde se explore la variabilidad anatómica normal y patológica, de las distintas unidades esqueléticas humanas en su ontogenia, y está siendo utilizada como material de referencia para uso académico, docente y de investigación.

Entre los estudios realizados sobre restos de esta colección, desde 2011 se viene desarrollando en el LAPP una línea de investigación centrada en el análisis paleohistológico desde una perspectiva «ontogenética», teniendo siempre en mente aportar información relevante en el estudio del cambios y variación histológica a lo largo del desarrollo. En los últimos años, se han planteado a través del estudio de restos óseos de esta colección, diferentes trabajos que abordan el análisis del cambio histomorfológico

en diferentes unidades anatómicas como son: huesos largos, incluyendo tibias ($n = 4$) (Cambra-Moo *et al.*, 2012; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012); húmeros ($n = 15$) (Cambra-Moo *et al.*, 2014), fémures ($n = 6$) (Audije-Gil, 2015; Audije-Gil *et al.*, 2017b); así como la primera costilla ($n = 14$) (García-Martínez *et al.*, 2017) y también huesos del cráneo, como el frontal, parietal y occipital (García Gil *et al.*, 2016) y temporales ($n = 3$) (Molina Moreno *et al.*, 2019). También se han desarrollado aproximaciones al conocimiento de la variación histoquímica a lo largo de la ontogenia, fundamentalmente desarrolladas con metodologías como la espectroscopía confocal raman –IR– y espectroscopía infrarroja por transformada de Fourier –FT-IR–, difracción de rayos X –DRX– y termogravimetría –TGA– (Nacarino-Meneses *et al.*, 2012; Cambra-Moo *et al.*, 2014).

3.1.2. Maqbara de San Nicolás (Murcia, s. XI-XIII)

En 1982 en la ciudad de Murcia, durante los trabajos de preparación del terreno en un solar del casco antiguo en la calle de San Nicolás n.º 5, al retirar aproximadamente un nivel superficial de un metro de espesor quedaron expuestos materiales tales como cerámica islámica, algunos fragmentos óseos y estructuras arquitectónicas entre los que destacaba un tapial atribuido inicialmente a la posible muralla islámica de la ciudad anterior al siglo XII, cuya existencia era asumida sin existir evidencias materiales que lo verificaran. Los trabajos de excavación comenzaron en noviembre de ese año y fueron realizados por un equipo de arqueólogos del Centro Municipal de Arqueología de Murcia (Navarro Palazón, 1986).

La excavación tomó un rumbo inesperado con la aparición de esqueletos con una posición y orientación concretas a partir de los 20 cm de profundidad por debajo del metro ya excavado. Este hallazgo evidenciaría que el yacimiento estaba formado por un cementerio hispanomusulmán (*maqbara*) cuya ubicación –dentro de los límites de la ciudad amurallada, la *medina*– no correspondía a priori con lo documentado en otros cementerios islámicos, cuyas *maqbaras* se situaban junto a los caminos y puertas de acceso a la ciudad siguiendo la tradición romana (Navarro Palazón, 1986; Navarro Palazón y García Avilés, 1989). Durante la primera mitad de la excavación –cuatro campañas– se contó con la participación de un equipo de investigadores de la unidad de antropología física de la Universidad Autónoma de Madrid (Brandi Fernández, 1992), que participó en la recuperación de los esqueletos expuestos durante la fase de excavación.

El progreso de los trabajos de excavación permitieron documentar que el cementerio se encontraba ubicado sobre un alfar que estaría situado originalmente —datado entre los siglos X-XI— extramuros de la medina en las inmediaciones del río Segura (Navarro Palazón, 1986). En ese emplazamiento, el cementerio recibiría de forma asidua aportaciones de limos y arcillas derivados de las crecidas fluviales periódicas. El aporte sedimentario sobre los enterramientos previos permitiría seguir utilizando el mismo espacio —en niveles superiores— como espacio de inhumación (Navarro Palazón, 1986; Brandi Fernández, 1992; Robles Rodríguez, 1997).

Derivado de las interpretaciones arqueológicas se determinó que en el s. XII tuvo lugar la ampliación del recinto amurallado de la ciudad como consecuencia del crecimiento demográfico y de la expansión del núcleo urbano de la Murcia medieval (Navarro Palazón, 1986; Navarro Palazón y Robles Fernández, 1993), quedando así situada la *maqbara* intramuros. Este evento marcaría el fin de la acreción de sedimentos por las fluctuaciones del río. Además, con la dinámica de evolución y transformación del barrio se realizarían nuevas edificaciones, como quedará evidenciado p. ej., con el hallazgo arqueológico de unos baños adyacentes al cementerio (Fig. 3.1A). La limitación del espacio funerario y el cese de acreción de sedimentos del río Segura explicaría la alta densidad, la superposición de enterramientos y la estratigrafía no clara que fue observada en los niveles superiores del yacimiento (Navarro Palazón, 1986; Navarro Palazón y Robles Fernández, 1993; García-Barros, 2013).

La utilización del espacio como cementerio se prolongaría posiblemente hasta fechas próximas a la conquista de la ciudad por los cristianos (1243-1266) (Navarro Palazón, 1986). Para acotar la cronología de utilización se realizó una datación por C14 de individuos localizados en diferentes niveles —SN1087, del nivel más profundo y SN54⁸, del nivel más superficial (Rascón Pérez, 2003; 2017)—. De los resultados obtenidos podemos interpretar que el cementerio estuvo en uso principalmente durante el s. XII. Los primeros enterramientos se realizarían a comienzos del s. XII (1120 ± 30 años d. C.) y posiblemente las últimas inhumaciones tuvieran lugar a finales del s. XII o principios del XIII (1200 ± 40 años d. C.) (Brandi Fernández, 1992; Rascón Pérez, 2003).

⁸ Individuos referidos con las siglas M-16-1087 y M-16-54.

Los individuos se encontraban depositados en posición decúbito lateral derecho siguiendo un eje de orientación SO-NE (del cráneo a los pies), y quedando el rostro hacia el SE (Fig. 3.1B). En algunas inhumaciones la cabeza se encontraba apoyada sobre un ladrillo o piedra para quedar dispuesta horizontalmente y así asegurar la orientación del rostro. De manera general, los brazos se encontraban en posición extendida y cruzados sobre la región del pubis con las extremidades inferiores ligeramente flexionadas (Navarro Palazón, 1986). Salvo tres excepciones, todos los enterramientos se realizaron en fosas estrechas, directamente excavadas en la tierra. Los individuos habían sido enterrados con estricta austeridad, sin presencia de ajuares, independientemente de su condición socioeconómica, edad o sexo, siguiendo la doctrina jurídico-religiosa oficial para el territorio de al-Ándalus (Navarro Palazón y García Avilés, 1989).

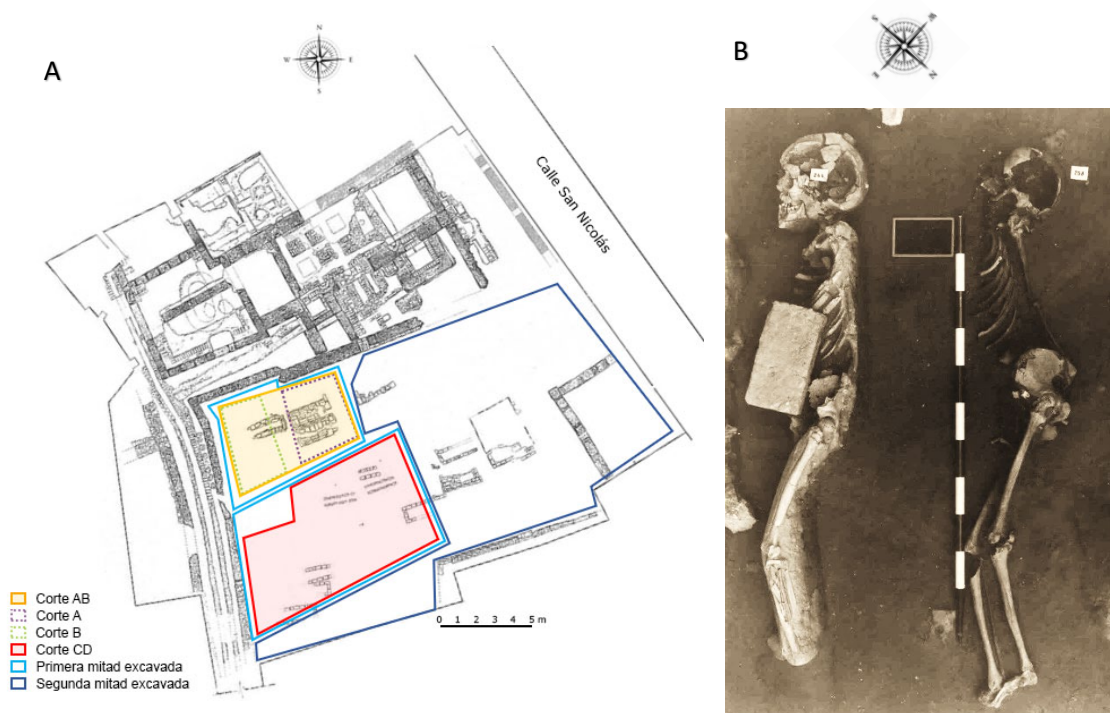


Figura 3.1. A) Planta del baño (parte superior) y del cementerio de San Nicolás (parte inferior), al que se han añadido los cortes y áreas excavadas del espacio funerario, de acuerdo con García-Barros (2013). Imagen de la planta tomada de Navarro Palazón y Robles Fernández (1992). B) Fotografía de dos esqueletos donde se observa la posición en decúbito lateral derecha.

En total fueron excavados más de 1 000 enterramientos, de los que se conservan fichas de campo de aproximadamente los 500 primeros individuos exhumados, así como información de cotas, dibujos realizados durante las campañas y registros fotográficos de varios niveles que abarcan la primera mitad de la excavación (áreas delimitadas en azul claro en la Fig. 3.1A) (Brandi Fernández, 1992).

Tras la excavación, en 1985 se autorizó el traslado de la colección osteoarqueológica de San Nicolás de Murcia a la unidad de antropología de la UAM (González Martín, 1999), que actualmente se encuentra depositada en el Laboratorio de Poblaciones del Pasado (LAPP, grupo de investigación BIO C-143). Se ha determinado un NMI de 823, de los cuales 233 corresponden a individuos no adultos (González Martín, 1999). Probablemente se trate de la colección mejor estudiada de todas las que se conservan en museos y universidades en España. A partir de esta colección se han realizado una gran cantidad de estudios antropológicos destacando cinco tesis doctorales (Brandi Fernández, 1992; Robles Rodríguez, 1997; González Martín, 1999; Campo Martín, 2015; Rascón Pérez, 2017) y, además de los trabajos de investigación de menor nivel académico, las comunicaciones y pósteres en congresos y las publicaciones en revistas que se centran o incluyen restos de San Nicolás se cuentan por decenas (entre otros, González Martín *et al.*, 2003; D'Angelo del Campo *et al.*, 2017; Doe *et al.*, 2017; García-Gil *et al.*, 2018). En el contexto de esta tesis, se han realizado las primeras aproximaciones al estudio histológico de huesos procedentes de esta colección, analizando varios huesos procedentes de individuos no adultos.

3.1.3. Dolmen del Portillo de las Cortes (Aguilar de Anguita, Guadalajara, 5000 ± 30 AP)

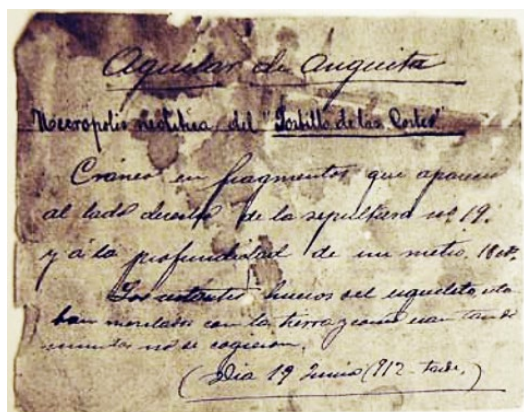
El Portillo de las Cortes es un dolmen neolítico con una estructura de corredor largo, que se encuentra situado en la localidad de Aguilar de Anguita (Guadalajara), con una antigüedad estimada por datación por C14 de 5000 ± 30 AP (Bueno Ramírez *et al.*, 2016a). Se trata de uno de los pocos megalitos ibéricos que fue excavados a comienzos del s. XX y del cual se conservan datos arqueológicos que incluyen fichas detalladas, documentación fotográfica y restos materiales, registros no frecuentes de acuerdo con las prácticas arqueológicas de la época (Bueno Ramírez *et al.*, 2016b). La excavación fue dirigida por una figura singular de la arqueología española, Enrique de Aguilera y Gamboa, Marqués de Cerralbo (en adelante Cerralbo). Los restos arqueológicos y la documentación original derivados de la excavación se encuentran actualmente depositados en el MAN. El dolmen fue nuevamente excavado en los años 70 por M. Osuna Ruiz, quien documentó una ocupación anterior del yacimiento que había permanecido oculta bajo una de las piedras caídas de la cámara. Este autor a su vez organizó los materiales, realizó el estudio y la publicación de los materiales y registros

correspondientes a la excavación de Cerralbo, que habían permanecido inéditos hasta la fecha (Osuna Ruiz, 1975).

En los años 80 un equipo de investigadores del área de prehistoria de la Universidad de Alcalá de Henares (grupo PRECYT-UAH) realizó una revisión de las evidencias del dolmen y, más recientemente, entre 2013 y 2014 iniciaron un nuevo proyecto de recuperación del yacimiento, planteando a su vez la revisión y el estudio de todos los materiales arqueológicos asociados al dolmen que se encontraban depositados en el MAN (Bueno Ramírez *et al.*, 2016b)

La cantidad y variedad de objetos de los ajuares recuperados hacen del dolmen del Portillo de las Cortes un monumento singular. Basado en las anotaciones de Cerralbo, Osuna estableció que el dolmen estaba compuesto por 35 enterramientos de los que se recuperó y se conservó abundante ajuar, pudiendo llegar a situar algunos de los individuos en el corredor de la cámara. A los enterramientos se les asociaban diversas piezas –como microlitos geométricos, hachas pulimentadas, espátulas de hueso, un fragmento de placa decorada y algunos colgantes de gran tamaño–, sin que se hubiese podido estudiar ningún resto esquelético.

De las anotaciones originales de Cerralbo pueden extraerse referencias arqueológicas, como la profundidad de la mayor parte de los hallazgos –encontrados entre los 1,15 y 1,18 m de profundidad–. No fue hasta 2014, después de la remodelación del MAN, que se tuvo acceso a una caja del depósito de Cerralbo que contenía fichas manuscritas referentes a los primeros restos humanos que se conocen asociados a la sepultura 19 (Fig. 3.2) (Bueno Ramírez *et al.*, 2016b).



«Aguilar de Anguita.
Necrópolis neolítica del Portillo de las Cortes.
Cráneo en fragmentos que apareció al lado derecho
de la sepultura n.º 19, y a la profundidad de un
metro 18 cm.
Los restantes huesos del esqueleto estaban
mezclados con la tierra y como eran tan diminutos
no se cogieron.
(Día 19 de junio 1912, tarde.)»

Figura 3.2 – Etiqueta manuscrita original de Cerralbo asociada a la sepultura 19 del dolmen del Portillo de las Cortes, Guadalajara; colección depositada en el MAN (imagen tomada de Bueno Ramírez *et al.*, 2016b).

3.2 Muestra

3.2.1. Individuos seleccionados

Con el objetivo de conocer la estructura íntima de los huesos de origen intramembranoso del neurocráneo (objetivo 2, véase el capítulo 2), el estudio histológico se centró en tres elementos óseos: la escama del frontal, el parietal y la escama del occipital. Por ello, todos los individuos seleccionados debían cumplir unos criterios de inclusión para ser susceptibles de estudio:

- Disponer los tres huesos elegidos.
- Conservar maxila asociada con piezas dentales –requisito necesario para la estimación de la edad–.
- Cumplir con los estándares de normalidad y variabilidad anatómicos.
- No mostrar evidencias de signos patológicos en las áreas a estudiar.
- No presentar alteraciones tafonómicas que evidenciarán una alteración de la integridad de la superficie o morfología de los huesos.

El criterio de presencia de los dientes no se consideró para los huesos del grupo de edad perinatal de la colección de Almansa y para el caso de estudio de los restos del Portillo de las Cortes ya que, por las características particulares de cada yacimiento, no se han conservado piezas dentales asociadas a estos huesos.

La muestra completa de análisis que comprende la investigación de esta tesis estaba conformada finalmente por un NMI = 17, que comprenden un total de 65 huesos diferentes: 16 frontales, 18 parietales, 16 occipitales y 12 muestras de húmero. Al incluirse en el estudio varias suturas, se incluyen también dos porciones de la escama del temporal –del adulto de Almansa, AL20021–, que corresponden a la sutura temporoparietal (véase la Tabla 3.1).

- **Cráneos de la colección de Almansa**

El material seleccionado de la colección de Almansa (AL) para la presente investigación estaba compuesta de un NMI = 4 (Fig. 3.3). Fueron seleccionadas tres unidades craneales –sin mandíbula asociada– correspondiendo a dos individuos no

adultos y un adulto joven. Estos cráneos fueron analizados de manera preliminar como una primera aproximación al estudio del cambio histomorfológico con la edad, y los resultados derivados fueron publicados en un trabajo en el año 2016 (García Gil *et al.*, 2016). Por último, se seleccionaron tres elementos aislados, en concreto tres huesos –frontal, parietal y occipital– cuyo estado de preservación era óptimo y su nivel de desarrollo y morfología eran compatibles con el grupo de edad de los perinatales. De esta manera, se logró constituir un conjunto de individuos en las fases más representativas del desarrollo del cráneo.

Debido a la naturaleza secundaria del depósito, los huesos no mantienen conexiones anatómicas entre las distintas unidades esqueléticas de cada individuo. Sin embargo, la elección de esta colección para la aproximación histológica fue debida a que por sus características intrínsecas –los elementos esqueléticos recuperados no presentan conexión anatómica en relación al tipo de depósito secundario del que proceden– permitió la realización de estudios más invasivos y la utilización de técnicas destructivas que *a priori* en otros ejemplares «completos» no serían planteables tan a la ligera permitiendo además, poner en práctica los procedimientos y mejorar los protocolos de realización de láminas delgadas para la obtención de unos resultados óptimos, a partir de una colección cuyos restos óseos han resultado bien preservados macroscópicamente y microscópicamente en los estudios previos.

La revisión del total del material craneal contenido en la colección de AL se identificaron 32 cráneos que presentaban maxila asociada a dientes. La mayoría de los cráneos no han mantenido conexión con huesos móviles como la mandíbula. De estos, la mayoría de los cráneos que presentan neurocráneo y esplacnocráneo articulados corresponden a individuos adultos ($n = 28$). Sin embargo, para los individuos no adultos las suturas craneales formaban uniones lábiles y los huesos se habían desarticulado encontrando solo cuatro unidades con huesos en conexión anatómica y presentando al menos la bóveda del neurocráneo y la maxila asociada con dientes.

Ninguno de los cráneos en conexión anatómica perteneció al grupo de edad perinatal. El escaso espesor de estos huesos y la rotura de sus márgenes no ha permitido establecer posibles compatibilidades anatómicas entre huesos del cráneo de este grupo de edad. Por ello, se determinó seleccionar tres huesos aislados parcialmente completos que corresponden a una escama de frontal izquierda, un parietal derecho –reconstruido a partir de seis fragmentos procedentes de bolsas de una misma caja– y una escama parcial de occipital.

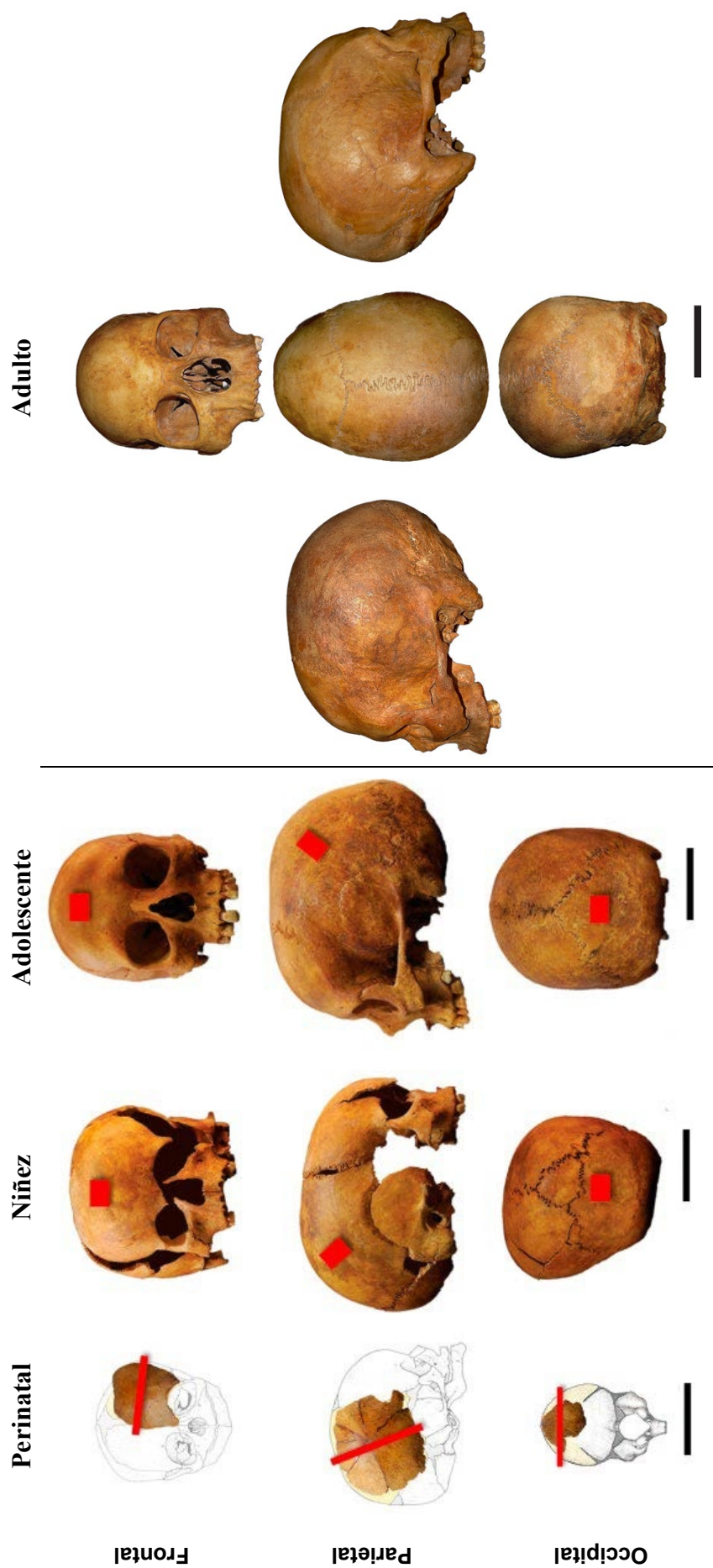


Figura 3.3. Vistas de los cráneos y huesos seleccionados de la colección de Almansa (AL). A la izquierda, huesos perinatales (frontal AL20024, parietal derecho AL20025 y escama del occipital AL20026), cráneo del niño AL20022 y del adolescente AL20023. Aparecen señaladas en rojo las zonas estudiadas histológicamente en los huesos no adultos. A la derecha, vistas del cráneo adulto joven AL20021 seleccionado (anterior, lateral izquierda, superior, lateral derecha y posterior). Las escalas, barra negra, representan 5 cm.

• Cráneos de la colección de San Nicolás

Como segundo paso en la investigación histológica del neurocráneo se planteó analizar en más detalle el cambio histomorfológico con la edad y, para ello, se eligió la colección de San Nicolás (SN) por incluir un elevado número de individuos no adultos y haber sido analizados desde perspectivas diversas en investigaciones previas. Dentro de las líneas de investigación del LAPP, la presente tesis representa el primer estudio donde se analizan histológicamente huesos de individuos de diferentes edades, a la vez que se analizan huesos de diferentes unidades esqueléticas de cada individuo.

De la colección de SN, el material seleccionado se compone por un NMI = 12. Al contar con esqueletos individualizados se determinó estudiar para cada individuo seleccionado los tres huesos del cráneo elegidos –frontal, parietal y occipital– y para contrastar el estudio se determinó incluir en el análisis huesos largos, ya que representan una unidad esquelética de referencia ampliamente estudiada en paleohistología. Para la selección del material se añadió como requisito la presencia, para cada individuo, de la diáfisis de dos huesos largos: el húmero y el fémur izquierdos –de esta forma se descartaron los individuos considerados como mal preservados o «escasos restos», según el método de estudio del estado de alteración tafonómica (EAT) propuesto por Rascón Pérez *et al.* (2011), que se detallará más adelante en el apartado 3.5.1–, si bien en la presente investigación solo van a incluirse al estudio histológico las muestras obtenidas de los húmeros.

Para seleccionar el material se ha partido de los 233 individuos no adultos que corresponden al NMI estimado por González Martín (1999), de edades comprendidas entre 0 y 21 años. De la muestra se preseleccionaron 93 individuos que cumplían *a priori* con los requerimientos establecidos, y tras una evaluación visual la muestra se redujo a 57 individuos susceptibles de estudio paleohistológico. De estos, los correspondientes a los individuos más jóvenes (menores de 1 año, $n = 12$) no se incluyeron finalmente en la presente investigación ya que forman parte de los trabajos en marcha de los que se pretenden finalizar próximamente, realizado de manera conjunta con la doctoranda M. Molina Moreno, formando parte de su proyecto de investigación de tesis.

La selección final comprende 12 individuos (Fig. 3.4) conformando una muestra transversal, ontogenéticamente variada, representada por diferentes grupos de edad de individuos en desarrollo (desde $1,5 \pm 0,5$ a ≤ 21 años).

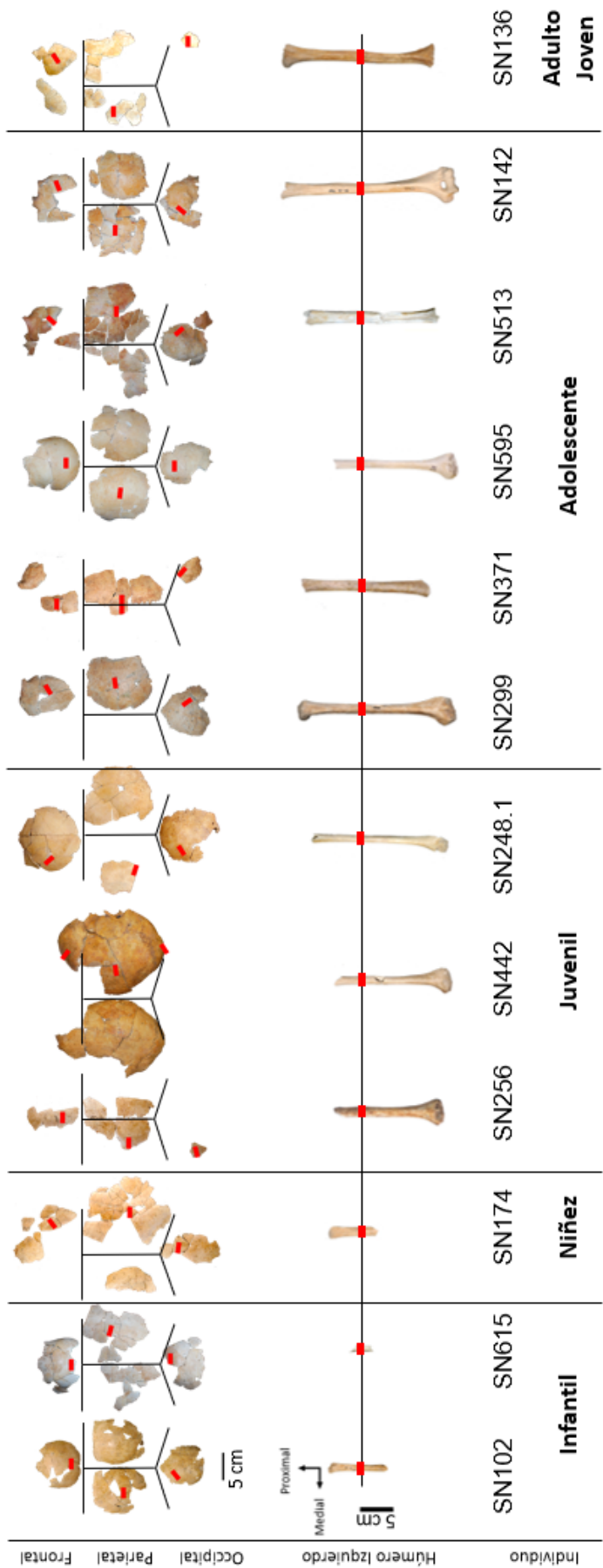


Figura 3.4. Huesos del cráneo seleccionados (frontal, parietal, occipital) (vista superior, anterior arriba) y húmeros izquierdos (vista anterior, epífisis proximal arriba) de SN. Para los 48 huesos, la barra roja indica el punto de corte para el estudio paleohistológico. Las escalas, barra negra, representan 5 cm.

• Huesos de la colección del Portillo de las Cortes

Los huesos asociados a la sepultura 19 del dolmen del Portillo de las Cortes de Aguilar de Anguita (Guadalajara) que se han estudiado corresponden a dos huesos craneales pertenecientes a un mismo individuo: un frontal casi completo (MC2295) y un fragmento de parietal izquierdo (MC2296). Ambos huesos articulan entre sí cerca de la sutura coronal.



Figura 3.5. Hueso frontal (MC2295) y parietal (MC2296) de la sepultura 19 en vista superior. Aparece señalado en rojo el área de la que se ha extraído la muestra para el análisis paleohistológico. La escala, barra negra, representa 5 cm.

En coordinación con el grupo de la UAH, y por motivo de la extracción de un fragmento del parietal (MC2296) para la datación de los restos, fue posible extraer otro bloque de hueso adyacente para su estudio paleohistológico. La disposición de este material para su estudio ha permitido plantear su análisis como aplicación del conocimiento comparativo obtenido de los estudios realizados en los huesos parietales de las otras dos colecciones estudiadas, como aplicación del modelo de inferencia.

3.2.2. Estudio antropológico

Para la identificación de los huesos y fragmentos se han utilizado diversos manuales básicos de osteología y de antropología física (Fazekas y Kósa, 1978; Buikstra y Ubelaker, 1994; Campillo y Subirà, 2004; Schaefer *et al.*, 2009; White *et al.*, 2011; Cunningham *et al.*, 2016b) y de paleopatología (Isidro y Malgosa Morera, 2003; Ortner, 2003; Pinhasi y Mays, 2008; Waldron, 2008; Lewis, 2018b; Buikstra, 2019).

Se ha realizado un perfil antropológico de los individuos seleccionados, recogiendo algunas variables biológicas, como la edad, el sexo o caracteres de interés (patológicos y no patológicos) que aparece incluido en la Tabla 3.1.

Tabla 3.1. Perfil antropológico de los individuos seleccionados de las colecciones de Almansa (AL), San Nicolás (SN) y del dolmen del Portillo de las Cortes. Hipoplasia del esmalte (HP); cribra orbitalia (CO); piel de naranja (PN).

Individuo	Colección	Niveles	Cotas (m)	Edad de muerte (años)	Grupo de edad biológica	Sexo	Estado puberal	Caracteres de interés no patológico (CINP)	Caracteres de interés patológico (CIP)		
									HP	CO	PN
AL20024	Almansa				Perinatal						
AL20025	Almansa				Perinatal						
AL20026	Almansa				Perinatal						
AL20022	Almansa			6 ± 0,5	Niñez			Hueso interparietal	si	si	
AL22023	Almansa			17 ± 0,5	Adolescente				si	no	
AL20021	Almansa			30 ± 5	Adulto joven	Alofiso		Dos wormianos en pterion (bilateral)	si	no	si
SN102	San Nicolás	sin datos (2*)	(-2,11 / -2,37*)	1,5 ± 0,5	Infantil			Wormiano en punto lambda	no	no	
SN615	San Nicolás	1	-1,35 / -2,15	1,5 ± 0,5	Infantil				no	no	Porosidad en nasion, pterion y asterion. Superficie endocraneal del parietal y frontal con formación fibrosa de rápida formación
SN174	San Nicolás	sin datos (3-4*)		4 ± 1	Niñez				no	no	
SN256	San Nicolás	sin datos (3-4*)	(-2,37 / 2,7*)	9 ± 2	Juvenil				si		
SN442	San Nicolás	6	-3 / -3,4	9 ± 2	Juvenil				si	si	Hendidura en superficie ectocraneal en el parietal derecho
SN248.1	San Nicolás	sin datos (4*)		10 ± 2,5	Juvenil	Masculino	Prepubescente	Sutura metópica	si	si	
SN299	San Nicolás	5	-2,7 / -3	12 ± 2,5	Adolescente	Masculino	Pubescente: aceleración		si	no	
SN371	San Nicolás	5	-2,7 / -3	12 ± 2,5	Adolescente	Femenino			si		
SN595	San Nicolás	sin datos (1*)		12 ± 2,5	Adolescente	Femenino	Pubescente: PHV		si		
SN513	San Nicolás	7	-3,4 / -3,8	15 ± 3	Adolescente	Femenino			si	no	
SN142	San Nicolás	5	-2,7 / -3	18 ± 3	Adolescente	Femenino	Postpubescente	Wormiano en lambda	si	si	Impresiones granulares en la superficie endocraneal del frontal
SN136	San Nicolás	4	-2,47 / -2,7	< 21	Adulto joven	Masculino			no		
MC2296	Portillo de las Cortes		-1,18		Adulto joven	¿Masculino?			no		

• Estimación de la edad

Para la estimación de la edad biológica de muerte se han utilizado diferentes métodos, atendiendo a las particularidades impuestas por cada grupo de edad y cada población arqueológica analizada.

Todas las edades estimadas han sido categorizadas de acuerdo con los grupos biológicos definidos por Bogin (2020) para el ciclo vital humano considerando los hitos del desarrollo dental. Las categorías utilizadas (Fig. 3.6) son: infantil –1 a 2 años–; niñez –3 a 6 años–; juvenil –femenino: 7 a 9; masculino: 7 a 11 años–; adolescente –femenino: 10 a 20 años; masculino: 12 a 20 años–; adulto joven (≥ 21 años).

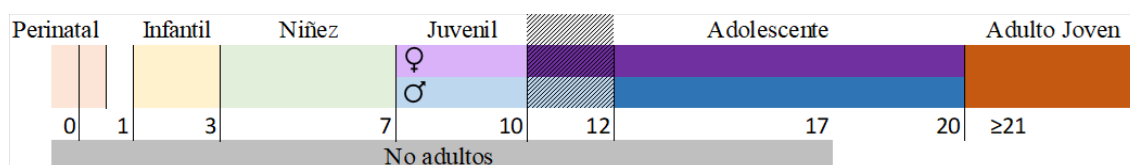


Figura 3.6. Categorías de edad según los años y el sexo de acuerdo con Bogin (2020). Grupo de no adultos según Lewis (2006). Entre los 10 - 12 años, los grupos juvenil y adolescente se superponen para aquellos individuos en los que no hay referencias a la determinación sexual.

Además, a lo largo del texto se va a adoptar el término «no adultos» siguiendo las recomendaciones de Lewis (2006) –que engloba a todos los individuos arqueológicos hasta 17 años–. En la presente investigación, el término es utilizado de manera genérica para incluir también a aquellos individuos que aún no habían completado su desarrollo esquelético, en los que su dentición permanente puede estar ya emergida –entre los 18 y 21 años– pero aun presentaban líneas de epífisis abiertas, sin fusionar completamente.⁹

Huesos perinatales de AL. Los tres huesos de menor edad seleccionados –frontal AL20024, parietal AL20025 y occipital AL20026– han sido incluidos en el grupo «perinatal» (González Martín, 1999; Lewis, 2006) debido al aspecto inmaduro del tejido, al presentar una porosidad de tipo generalizada –no patológica– (González Martín, 1999; González Martín y Polo Cerdá, 2005) y por sus dimensiones (Fazekas y Kósa, 1978). No ha sido posible acotar con mayor precisión un rango de edad de muerte, ya que los huesos presentaban roturas y los márgenes de los huesos deteriorados. Las mediciones realizadas

⁹ Esta utilización se hace sin intención de entrar en conflicto y dejando al margen las consideraciones sociales referentes a la edad a partir de la cual los individuos son considerados «adultos» como miembros activos en las poblaciones del pasado.

de los arcos y de las cuerdas de estos huesos son compatibles con edades en torno al nacimiento (Fazekas y Kósa, 1978).

Cráneos en la niñez y adolescencia de AL. Para los dos cráneos no adultos la estimación de la edad se realizó analizando el desarrollo de los dientes de la maxila a partir de los esquemas de erupción y calcificación dentales (Ubelaker, 1978; AlQahtani *et al.*, 2010). Los individuos quedaron categorizados en los siguientes grupos de edad: en la niñez (AL20022, $6 \pm 0,5$ años), adolescente (AL20023, $17 \pm 0,5$ años).

Cráneo adulto joven de AL. La aproximación a la estimación de edad del cráneo adulto –que presentaba el tercer molar emergido–, fue realizada valorando el desgaste oclusal de los molares (Brothwell, 1987), obteniendo una estimación de adulto joven (AL20021, 30 ± 5 años).

Individuos de SN. Para los 12 individuos seleccionados de la colección de SN se utilizaron las estimaciones de edad realizadas por González Martín (1999) basadas en el desarrollo dental (Ubelaker, 1978; Deutsch *et al.*, 1985; Liversidge *et al.*, 1993; Buikstra y Ubelaker, 1994), la distribución de los individuos según los grupos de edad está representada en la Fig. 3.7, quedando categorizados como:

- Dos infantiles (SN102 y SN615: $1,5 \pm 0,5$ años),
- Un individuo en la niñez (SN174: 4 ± 1 años)
- Tres juveniles (SN256 y SN442: 9 ± 2 años; SN248.1: $10 \pm 2,5$ años)
- Cinco adolescentes (SN299, SN371 y SN595: $12 \pm 2,5$ años; SN513: 15 ± 3 años; SN142: 18 ± 3 años)
- Un adulto joven (SN136, ≤ 21 años),

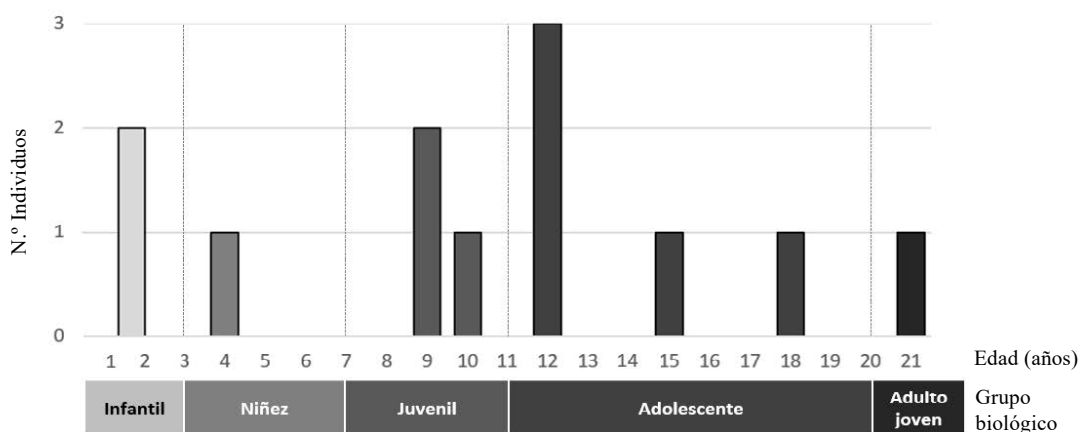


Figura 3.7. Histograma de la distribución de individuos de San Nicolás (SN) por grupos de edad, considerando las edades estimadas.

- **Métodos de determinación del sexo**

Cráneo adulto de AL. En relación con la colección de AL solo se realizó la aproximación a la determinación del sexo en el cráneo considerado como adulto considerando los caracteres craneales sexualmente dimórficos (Buikstra y Ubelaker, 1994) y las recomendaciones del «*Workshop of European Anthropologist*» (WEA) (Ferembach *et al.*, 1980) para el cráneo, resultando un individuo alofiso.

Individuos adolescentes y adulto de SN. En los siete individuos de mayor edad de SN fue posible efectuar una aproximación a la determinación del sexo y al desarrollo puberal realizada por Doe *et al.* (2017). La asignación del sexo fue estimada utilizando diferentes metodologías que incluyen el estudio de la región distal del húmero (Rogers, 1999, 2009), varios caracteres pélvicos basados en la forma y profundidad de la escotadura ciática mayor (Schutkowski, 1993; Buikstra y Ubelaker, 1994); la elevación de la superficie articular (Weaver, 1980), la presencia o ausencia del surco preauricular (Bass, 2005), la morfología de la rama isquiopúbica, la presencia o ausencia del arco ventral y la presencia o ausencia de la cavidad subpúbica (Buikstra y Ubelaker, 1994). La determinación del sexo pudo realizarse en:

- Tres individuos masculinos (SN248.1, SN299, SN136)
- Cuatro femeninos (SN371, SN595, SN513, SN142).

El estado de desarrollo puberal se pudo estimar para cuatro individuos:

- Prepubescente (SN248.1)
- Pubescente, en fase de aceleración (SN299)
- Pubescente, en fase del pico de velocidad máxima (*PHV*) (SN595)
- Pospubescente (SN142)

Huesos craneales del dolmen del Portillo de las Cortes. Los dos huesos del cráneo del depósito del dolmen del Portillo de las Cortes pueden corresponder a un individuo adulto, posiblemente masculino (Bueno Ramírez *et al.*, 2016a; Bueno Ramírez *et al.*, 2016b), por la evaluación de los caracteres dimórficos craneales (Buikstra y Ubelaker, 1994) en concreto por la apariencia del frontal, que presentaba un arco superciliar pronunciado y por presentar un notable espesor ambos huesos.

- **Caracteres de interés no patológicos y patológicos**

A partir de la evaluación macroscópica se describió la presencia de signos o indicadores presentes en los individuos seleccionados en la presente investigación. Para ello, se registró la presencia de **caracteres de interés no patológicos (CINP)**, que representan variaciones habituales de la normalidad anatómica, siendo caracteres discretos no métricos (p. ej., presencia de huesos suturales, metopismo) y los **caracteres de interés patológico (CIP)** (Rascón Pérez *et al.*, 2011). Se prestó atención a los diferentes signos:

- Presencia de fenómenos porosos, según los criterios propuestos por González Martín y Polo Cerdá (2005): aspecto inmaduro, cribra simétrica, criba orbitaria –CO–, piel de Naranja –PN–, zonas de rápido crecimiento, periostitis.
- La hipoplasia dental –HP–.
- Signos o lesiones localizados en la superficie ectocraneal (p. ej., hendiduras por traumatismos).
- Signos o lesiones localizados en la superficie endocraneal siguiendo las cuatro categorías propuestas por Lewis (2003) que incluyen además de lesiones poróticas –*pitted lesions*–: formaciones fibrosas de nuevo tejido; lesiones capilares «*hair-on-end*»; presencia de impresiones granulares (Spekker, 2018; Spekker *et al.*, 2020) también denominadas «*sharply demarcated erosive defects*» (Hershkovitz *et al.*, 2002).

Aquellos individuos con múltiples indicadores en su esqueleto, tanto de CIP como CINP –p. ej., con un elevado número de huesos *wormianos*, alteraciones volumétricas, que afectan al espesor craneal o su morfología, que presenten lesiones severas en la superficie endocraneal– fueron descartados de la muestra susceptible de estudio. La presencia de algunos signos condicionó la región de selección de la muestra. Sin embargo, se deben señalar algunas consideraciones.

El cráneo adulto AL20021 presentó piel de naranja localizada principalmente en el occipital (Fig. 3.8A). Otra evidencia descrita en este cráneo, no detectada con anterioridad, fue observada en la superficie endocraneal en algunos de los bloques de hueso una vez extraídos para la preparación de las secciones histológicas. Se observaron aposiciones periósticas en siete de las 22 muestras del cráneo adulto del hueso frontal y parietales, próximos a la sutura coronal: tres en el frontal –puntos B3 (Fig. 3.8B), B5 y

B7– y cuatro en los parietales de fila más anterior –puntos C3 y C4 del parietal izquierdo; C6 y C7 (Fig. 3.8C) del derecho–. La nomenclatura de los puntos según su localización en el cráneo será explicada a continuación en el apartado 2.2.3 (véase Fig. 3.12).

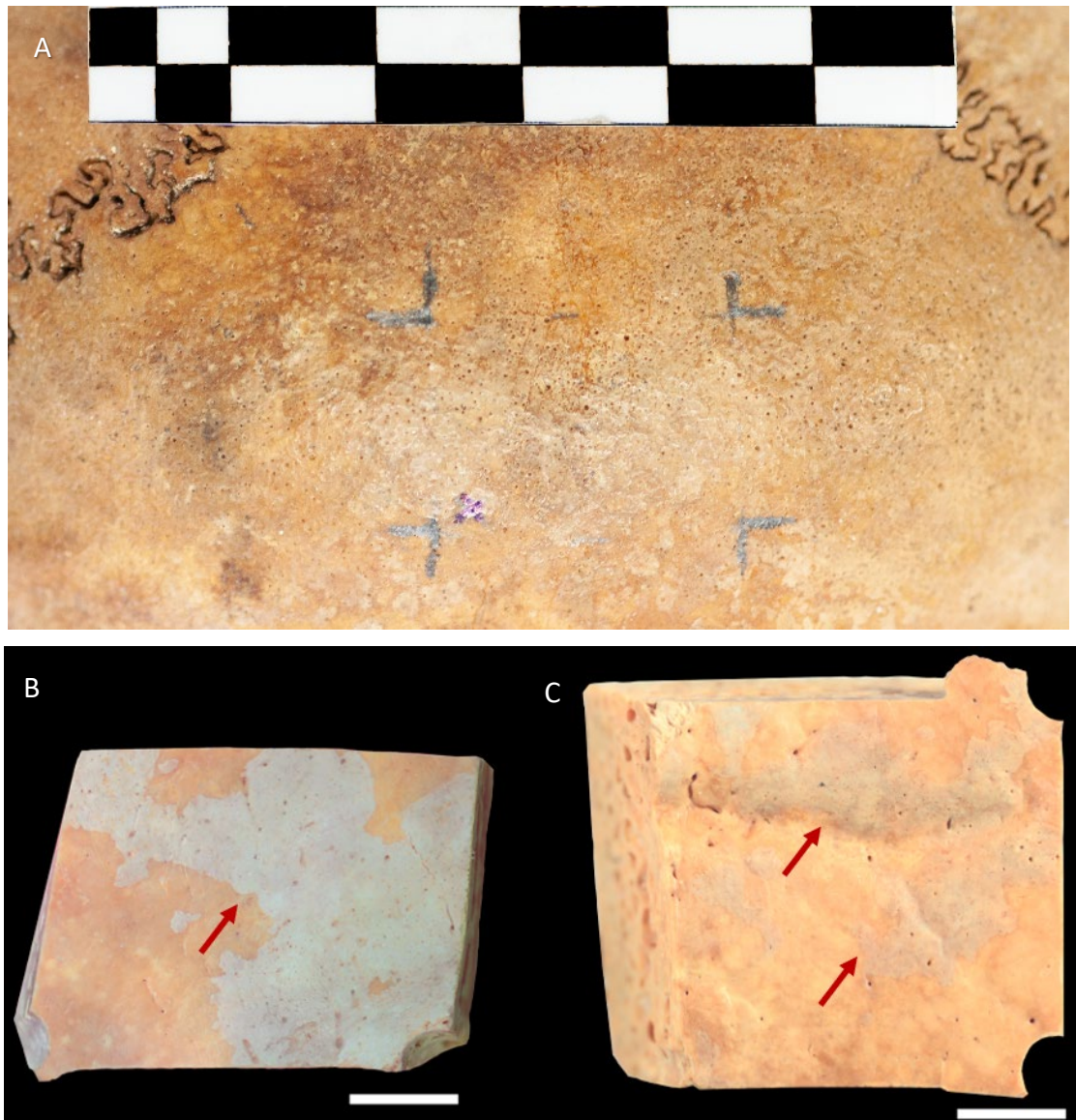


Figura 3.8. Caracteres de interés patológico (CIP) de los cráneos de San Nicolás (SN). A) Detalle del occipital del cráneo adulto SN20021 en el que se puede ver la porosidad ectocraneal o piel de naranja. Las marcas en lápiz indican la región de la que fue extraído un fragmento (F5) para el análisis histológico (fotografía cortesía de Aguilar Lazagabaster). B) Detalle de la superficie endocraneal de un bloque de hueso frontal –muestrad del punto B3– del cráneo SN20021, extraído para el análisis histológico, en el que aparecen aposiciones periósticas. C) Mismo caso que en B, correspondiente a un fragmento de parietal derecho –muestra del punto C7–. Las flechas rojas señalan las aposiciones periósticas. La escala, línea blanca, en B-C representa 0,5 mm.

El individuo infantil SN615 presentaba porosidad de aspecto inmaduro en la superficie ectocraneal de las zonas de la glabella, de pterion y de asterion y en regiones endocraneales de los huesos frontal y parietal derecho ha presentado una aposición subperióstica con apariencia reticular (Fig. 3.9).



Figura 3.9. Superficie endocraneal del parietal derecho del individuo infantil SN615. El área punteada en rojo corresponde a la zona de la que se extrajo el bloque para el estudio paleohistológico y detalle de la superficie endocraneal donde se aprecia la aposición perióstica con apariencia reticular.

Por otra parte, en la superficie endocraneal del frontal del adolescente SN142 se observaron impresiones granulares, también denominadas «*sharply demarcated erosive defects*» (Fig. 3.10). Las áreas seleccionadas de estudio no comprenden áreas con presencia de estos CIP.



Figura. 3.10. Detalle de la superficie endocraneal del frontal (individuo SN142) en el que se aprecian impresiones granulares en la región próxima a la órbita derecha.

3.2.3. Selección de las áreas de hueso a estudiar

Con objeto de estudiar histológicamente áreas de hueso siempre homólogas entre individuos, para los húmeros de SN se seleccionó el punto medio de la diáfisis, siguiendo los procedimientos generales establecidos para huesos largos (Cambra-Moo *et al.*, 2012; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012).

Sin embargo, los huesos intramembranosos del cráneo presentan una organización cortical en tablas paralelas y no presentan un eje principal axial –como ocurre en los

huesos largos—. Por ello, para seleccionar las áreas de estudio, se determinó calcular métricamente los puntos a estudiar, realizando mediciones de los arcos ectocraneales entre puntos craneométricos de referencia clásicos: asterion, bregma, inion, lambda, nasion, opistion, pterion (Buikstra y Ubelaker, 1994; Campillo y Subirà, 2004; Demoulin, 2005).

- **Reconstrucción de los huesos del cráneo y toma de datos**

En colecciones en las que los huesos se encontraban muy fragmentados, la reconstrucción del cráneo fue necesaria para realizar las mediciones pertinentes para estimar las áreas de estudio. Para ello se realizó un minucioso remontaje de los huesos (Fig. 3.11A-B), intentando identificar a qué hueso y lado pertenecía cada fragmento, encajando los fragmentos de un mismo hueso, estableciendo articulaciones entre huesos en las suturas e identificando puntos de referencia para realizar las mediciones y posteriores cálculos. Con ello también se verificó si los fragmentos de huesos pertenecían a un único individuo, teniendo en consideración algunas directrices básicas, como las propuestas por Brothwell (1987): variaciones del color, grado de preservación –conservación [*sic*]¹⁰–, diferencias de tamaño y espesor, formas del hueso, articulación, anomalías y variación de las suturas. Durante el ensamblado de huesos, la unión entre los fragmentos craneales se realizó de manera provisional y reversible, utilizando cinta autoadhesiva de celulosa (Fig. 3.11B).

La falta de datos y mediciones por áreas ausentes fue minimizada mediante la toma de medidas en los huesos de ambos lados, extrapolando la información del par opuesto para aquellos puntos ausentes. Con la finalidad de facilitar este proceso y a su vez disminuir la realización de marcas sobre la superficie, como propuesta ideada por la doctoranda se realizaron plantillas de la superficie ectocraneal –a modo de patrones, de plástico de polietileno transparente– de cada hueso de la bóveda del cráneo, modeladas directamente sobre cada uno (Fig. 3.10C) y superponiendo el patrón sobre el par de hueso opuesto, a modo de imagen especular.

¹⁰ Aunque ambos términos suelen utilizarse como sinónimos en castellano, en el texto se promueve el uso de «preservación» en referencia al estado de los huesos al ser recuperados del contexto arqueológico, en relación con sus antecedentes tafonómicos. El uso del término «conservación» se aplica para las prácticas posteriores a la excavación, en el sentido de mantener o cuidar la integridad.

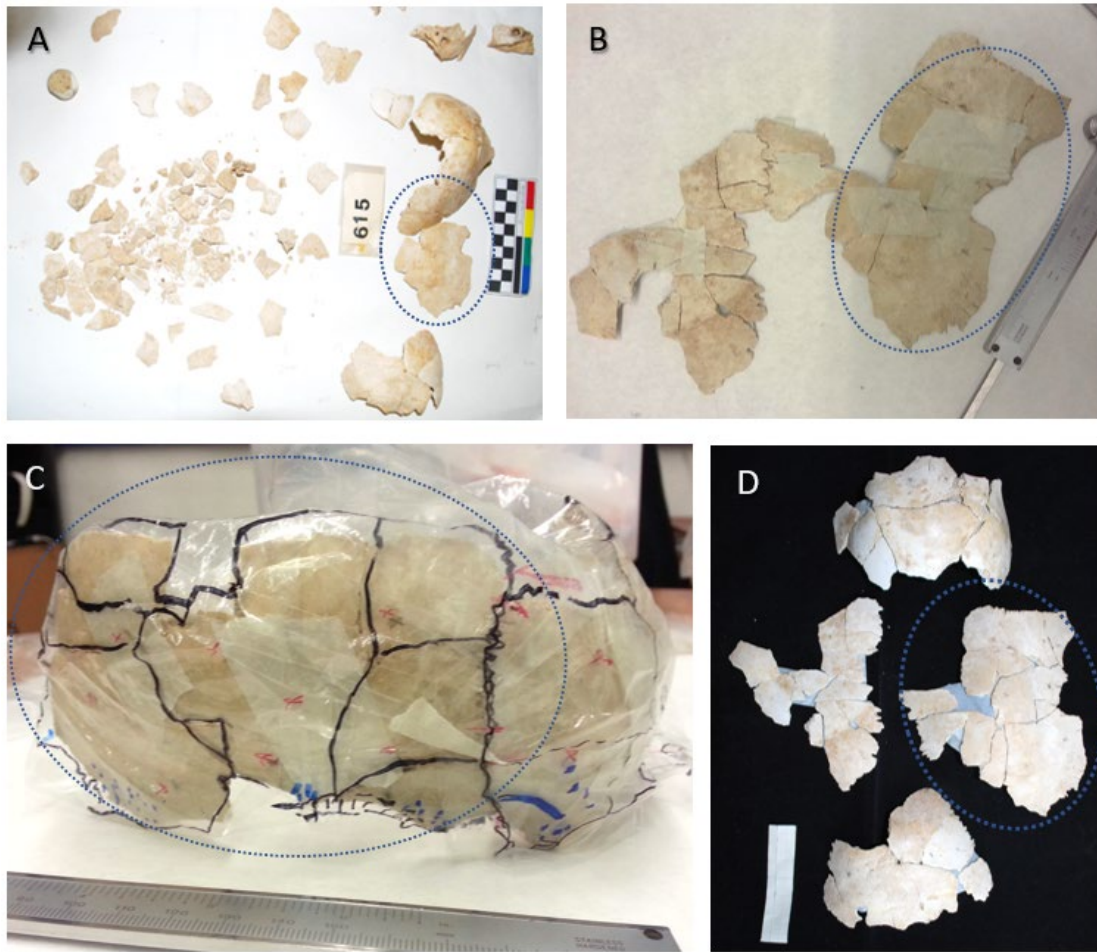


Figura 3.11. Cráneo del individuo infantil SN615. A) Estado del cráneo al iniciar la investigación. B) Remontaje de los parietales para su estudio macroscópico, los fragmentos son fijados con cinta adhesiva. C) Plantilla sobre el cráneo para la señalización de puntos. D) Fotografiado de los huesos (frontal, parietal y occipital) en vista ectocraneal, extendidos en el plano horizontal.

Todo el proceso se acompañó de la toma de datos craneométricos (Buikstra y Ubelaker, 1994) y la realización de fotografías (Fig. 3.11D) de manera que se pudiera recoger la máxima información posible antes de extraer los fragmentos de hueso para su estudio histológico. Toda la información referente a las observaciones macroscópicas y métricas ha sido recogida en fichas de toma de datos planteadas para este estudio (Anexo 1).

- **Selección de los puntos**

No fue posible la uniformidad de la elección del lado izquierdo para la selección de todas las muestras. La selección de la región del hueso (derecho, izquierdo o impar) y del punto de análisis estuvo condicionada por la preservación de los restos craneales de cada colección (véase capítulo 4 para más detalles). Se optó por elegir el área mejor preservada y que a su vez supusiera la mínima intervención y destrucción de hueso.

Para facilitar la equivalencia de puntos se ha confeccionado un esquema bidimensional de los huesos –frontal, parietal, occipital y temporal– en vista superior (Fig. 3.12), para representar y nombrar los puntos a estudiar, mediante un sistema de coordenadas en filas (A–G), en dirección anteroposterior, y columnas (1–9), del lateral izquierdo al derecho, que se ha aplicado a todos los huesos, salvo a los perinatales, sobre los que se realizaron secciones transversales del hueso completo del punto medio de cada hueso que se representaban con rectángulos rojos en la Fig. 3.3.

Para los cráneos de las colecciones de AL y SN se estudiaron tres muestras, una de cada hueso (frontal, parietal y occipital), a excepción del cráneo adulto de AL (AL20021) en el que se han estudiado 22 áreas de hueso (Anexo 3),

quedando excluidos en ese individuo los puntos del occipital: F1, F9 y G5. Por otra parte, los puntos seleccionados corresponden a la misma área aproximada para todos los huesos parietales, el área media (puntos D3, izquierdo o D7, derecho), salvo para el individuo de SN371, que se seleccionó la región sagital (D5) por su estado de preservación (véanse los esquemas de puntos de los individuos de SN en el Anexo 4). Algunos huesos fracturados habían sido previamente reconstruidos, fijando los fragmentos con pegamento compuesto de nitrocelulosa (28 %) y acetato de etilo (72 %), como es el caso de los individuos de SN. En estos casos, para facilitar y minimizar el impacto de la intervención al realizar el corte y evitar posibles alteraciones derivadas de la manipulación que puedan alterar las superficies, si los huesos se encontraban pegados se procedió a la separación de los fragmentos que incluían el área seleccionada utilizando acetona –por la evaporación de la misma, introducida en un recipiente junto con los huesos durante un tiempo aprox. de 30-60 minutos–.

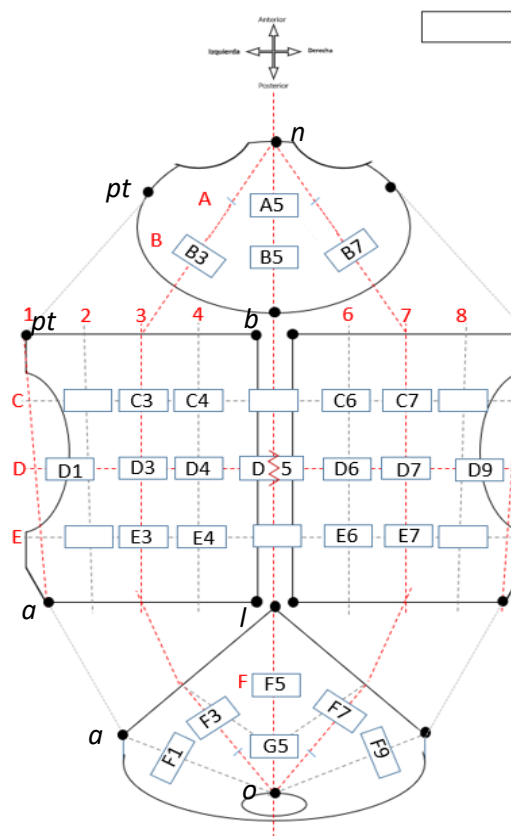


Fig. 3.12. Esquema de los huesos frontal, parietal y occipital y puntos susceptibles de estudio. Filas en orden anteroposterior (A–G) y columnas del lateral izquierdo a derecho (1–9). Puntos craneales: asterion (a); bregma (b); lambda (l); nasion (n); opistion (o) pterion (pt) (representada a su vez en el Anexo 2).

3.3 Preparación de láminas delgadas

A partir del material seleccionado fueron preparadas láminas delgadas utilizando las técnicas de desbaste y pulido correspondientes a los protocolos establecidos en el LAPP originalmente para el análisis para huesos largos (Cambra-Moo *et al.*, 2012, 2014; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012), que representan pequeños ajustes en las metodologías propuestas por Frost (1958) y Ubelaker (1974). Ya que los huesos del cráneo difieren notablemente en tamaño y forma, y teniendo a su vez en consideración las diferencias entre individuos (p. ej., tamaño, fragilidad), estos protocolos fueron readaptados al estudio de estos huesos, según lo especificado en García Gil *et al.* (2016). El proceso completo de preparación de láminas delgadas está representado en la Fig. 3.13.

La muestra de estudio de esta tesis está conformada por el total de las 80 láminas delgadas (Tabla 3.2) de huesos humanos pertenecientes a un número mínimo de 17 individuos, de diferentes edades y de las tres colecciones arqueológicas, de las cuales se ha ofrecido información detallada anteriormente.

Tabla 3.2. Resumen del número de individuos y láminas incluidas considerando tipo de hueso.

Colección	Ind.	n (láminas)	Frontal	Parietal	Occipital	Suturas	
AL	4*	31	8 (3**)	16 (+3)	6	3	-
SN	12	48	12 (6**)	11 (+1)	11 (+1)	2	12
MC	1	1	-	1	-	-	-
Total	17*	80	20 (9**)	28 (+4)	19 (+1)	5	12

(*) NMI; (**) secciones histológicas con sutura metópica obliterada; (+) secciones histológicas con sutura abierta

3.3.1. Obtención de los bloques de hueso

Para la extracción de las áreas de hueso seleccionadas se realizaron cortes transversales de los huesos de los diferentes individuos. Los cortes se realizaron utilizando dos herramientas, según las características de cada hueso: utilizando una «multitaladradora» (Practyl, MD130CN) con discos de 2 cm de diámetro y 0,03 cm de grosor y una cortadora-rectificadora manual (Diamant-Boart) (Fig. 3.12A).

Los bloques de AL (Anexo 3 y Fig. 3.3), de tamaño $\sim 20 \times 15 \text{ mm}^2$, corresponden a tres muestras (frontal, parietal, occipital) de cada grupo de edad –niñez y adolescencia–, y 22 bloques del cráneo adulto. A partir de los huesos perinatales se extrajeron secciones paralelas al plano coronal de 10 mm de espesor, pero abarcando el hueso completo ya que, a diferencia del resto de muestras, cada hueso perinatal fue embutido completamente y cortado posteriormente.

De los huesos de SN (Anexo 4 y Fig. 3.13B) se extrajeron bloques de $\sim 20 \times 10 \text{ mm}^2$ de cada hueso del cráneo y bloques de 10 mm del punto medio de la diáfisis de los húmeros –o de la región más inmediatamente próxima, en el caso encontrarse el área ausente–. De esta colección se ha extraído de cada hueso, además, otra sección paralela de 5 mm, que ha sido reservada sin ser procesada, para posibles análisis químicos.

El bloque del parietal del Portillo de las Cortes representaba un fragmento con forma de triángulo rectángulo de tamaño $\sim 20 \times 20 \times 30 \text{ mm}^2$, con el lado posterior aproximadamente paralelo al plano coronal y otro lado medial, paralelo al plano sagital.

3.3.2. Embutido y corte de las secciones

El embutido en resina de las muestras y su posterior corte, desbaste y pulido se realizó con las infraestructuras presentes en el Instituto de Cerámica y Vidrio (iCV-CSIC) que han sido generosamente puestas a nuestra disposición en colaboración con la presente investigación.

Todos los bloques de hueso fueron embutidos en resina Epoxy (EpoFix Resin), mezclada con un catalizador (EpoFix Hardener) en una proporción 8:1,1. Para mantener la posición de las muestras durante el tiempo de endurecimiento, algunos de los bloques de hueso fueron colocados utilizando clips o pinzas plásticas (Fig. 3.13C). Una vez inmersas en la resina, fueron introducidas en una bomba de vacío, durante 20 - 30 minutos (Fig. 3.13D) y de esta manera extraer las posibles burbujas de aire que se hubiesen formado durante el embutido y también para favorecer que la resina se introdujese eficazmente. Las muestras embutidas permanecieron a temperatura ambiente 24 horas para la solidificación de la resina (Fig. 3.13E).

Posteriormente, las superficies de los tacos de resina fueron alineados, utilizando la cortadora-rectificadora para ajustar el plano de la superficie del hueso a cortar y así realizar cortes de la muestra en el ángulo deseado.

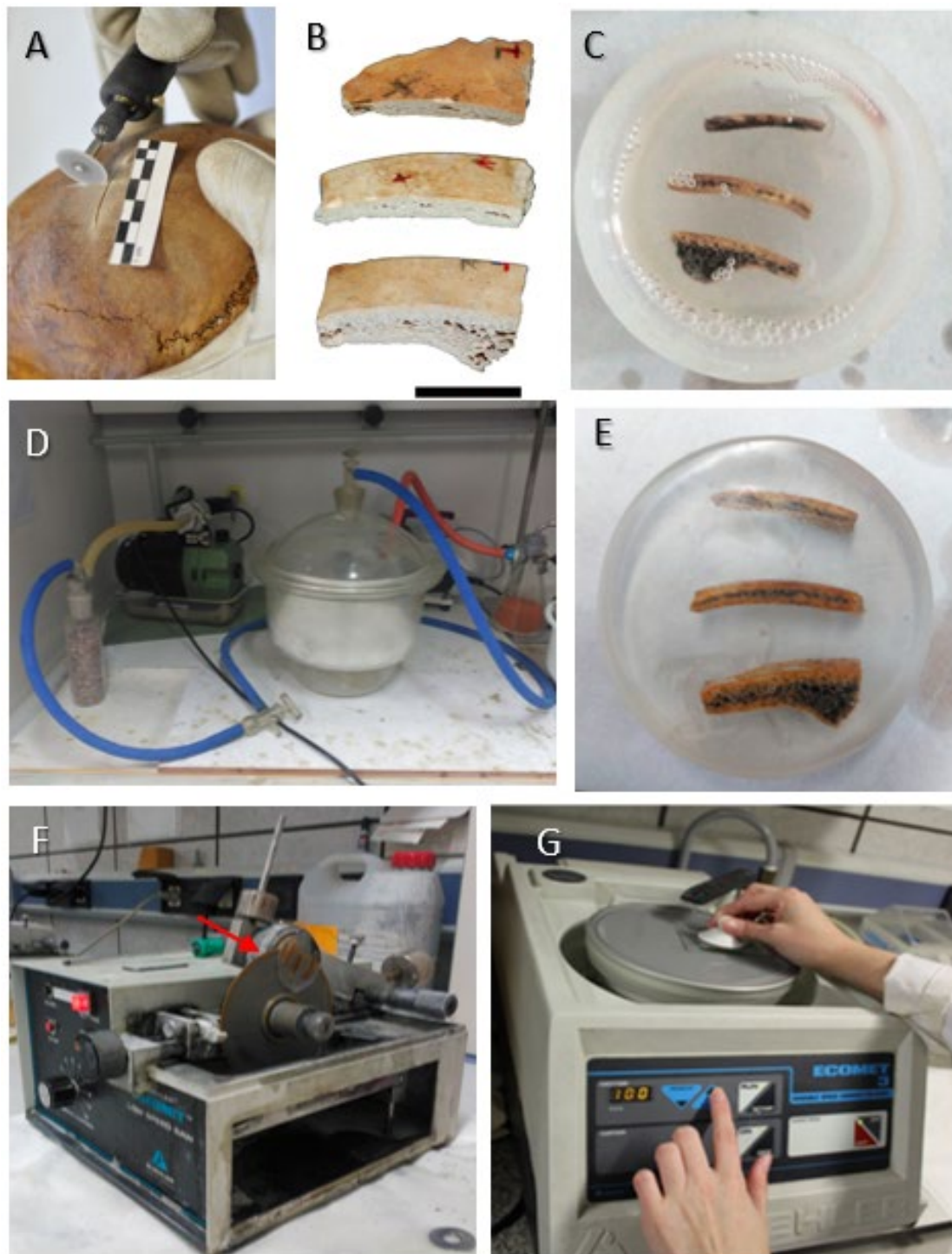


Figura 3.13. Proceso de preparación de láminas delgadas histológicas. A) Corte de un hueso occipital con una multitaladradora. B) Tres fragmentos de hueso (arriba parietal, medio frontal, abajo occipital) de $\sim 20 \times 10 \text{ mm}^2$ del individuo SN174. Escala 1 cm. C) Los tres bloques embutidos en resina epoxi; se pueden apreciar las pinzas plásticas que permiten mantener el hueso en posición vertical. D) Bomba de vacío. E) Resina endurecida con las muestras, nótese que las burbujas han desaparecido. F) Momento de corte de las secciones de 1 mm de espesor mediante la multicortadora de baja velocidad. La flecha roja señala el bloque de resina con el hueso. G) Pulidora manual para el desbaste y pulido de las láminas delgadas fijadas al portaobjetos.

Los cortes de 1 mm de espesor aproximadamente se obtuvieron utilizando una microcortadora (ISOMET, Buehler) con un disco de diamante de 0,3 mm de espesor (Fig. 3.13F). Durante la realización del corte el disco se encuentra sumergido parcialmente en etanol.

3.3.3. Medios de montaje histológicos

Una vez obtenidas las secciones, las muestras son fijadas en un portaobjetos de vidrio. Las muestras incluidas en este estudio fueron fijadas con tres adhesivos diferentes. El protocolo se ha ido adaptando para solventar algunos inconvenientes con el pegamento, hasta que se ha obtenido un resultado óptimo, aplicando los conocimientos y la experiencia adquirida tras haber participado en varios congresos y en cursos de formación especializados.

Adhesivo DePeX. Las láminas delgadas preparadas en el LAPP entre 2010 y 2012 fueron fijadas utilizando como medio de montaje el adhesivo permanente DePeX (18243, SERVA). En esta investigación corresponden a cinco de las muestras del cráneo adulto de AL –AL20021, láminas B5, D1, D3, D5 y F5–. Este compuesto fue finalmente desechado del procedimiento ya que durante el proceso de pulido manual en ocasiones se producía el despegue y con ello la pérdida de la muestra. También se observó la separación de la muestra y el vidrio con el paso del tiempo.

Adhesivo Permout. El pegamento anterior fue sustituido para utilizar el adhesivo de montaje Permout (SP15-100, Fisher Chemical), recomendado por Paine (2007) para la preparación de láminas delgadas a partir de huesos y dientes, y específicamente para restos humanos. Las láminas delgadas fijadas con este adhesivo fueron los 17 cortes restantes del cráneo adulto de AL20021, las tres muestras obtenidas del cráneo del niño de AL20021 (B5, D7 y F5) y del adolescente AL20023 (B5, D3 y F5) de AL. Con este adhesivo, utilizado entre los años 2013 y 2014, algunas de las muestras también se despegaban durante el proceso de pulido.

Adeshivo Epoxy. Sustituyendo al anterior, desde 2014 hasta la actualidad se ha utilizado como adhesivo de montaje una resina Epoxy bifásica (A-271, Armstrong Epoxy Resin Adhesive). El adhesivo se obtiene de la mezcla de dos componentes (resina parte A y endurecedor parte B) en proporción 2:1. La mezcla debe removerse un mínimo de tres minutos evitando generar burbujas. Un factor para considerar al utilizar esta última resina es su sensibilidad ante cambios de temperatura ambiente –tanto aumentos como

descensos— que pueden afectar a la viscosidad de los componentes, llegando a endurecer o cristalizar. Esta cristalización acontece habitualmente en el componente Parte A. Para revertir los componentes a su estado óptimo deben ser introducidos en una estufa a 66 °C (150 °F) en un recipiente abierto —cada componente por separado, antes de ser mezclados— un tiempo aprox. de 30 minutos. En algunas ocasiones, y dependiendo del grado de cristalización, puede ser necesario repetir esta acción hasta obtener la viscosidad óptima. De lo contrario, los cristales de la resina serán visibles al observar la lámina delgada al microscopio de luz polarizada, pudiendo llegar a interferir en la observación e interpretación histomorfológica, dependiendo del grado de cristalización.

Para proteger el portaobjetos con el corte durante el secado del pegamento, las muestras fueron envueltas con plástico de propileno. Transcurridas 24 horas bajo presión, el corte está adherido y listo para su pulido manual.

3.3.4. Pulido manual

Para la obtención de las secciones histológicas se utilizó una pulidora manual (Metaserv 3000, Buehler), con lijas de carburo de silicio (SiC) de tamaño de grano 600, 1 200, 2 500 y 4 000, a una velocidad media de 150 rpm. La utilización secuencial de lijas, de mayor a menor gramaje, ayuda a la eliminación de las posibles líneas de desbaste generadas por la acción de lijas anteriores. Durante el proceso es necesario el aporte continuo de agua. Para favorecer un desbaste y pulido homogéneo, es recomendable la realización de movimientos de la lámina sobre el paño de lija —girando la muestra en cuartos, o realizando movimientos en forma de ocho— hasta obtener secciones histológicas de un espesor máximo de 100 μm , finalizando con el paño de 4 000, para pulir la lámina para su observación al microscopio.

3.4 Técnicas de microscopía y procesamiento de imágenes

En esta investigación, cada sección histológica ha sido observada mediante microscopía óptica de transmisión de luz polarizada (Olympus BX61, Hamburgo, Alemania) y combinada con láminas auxiliares compensadoras –lámina lambda (λ); lámina lambda $\frac{1}{4}$ o cuarto de onda ($\frac{1}{4} \lambda$)– (Fig. 3.14).

3.4.1. Birrefringencia y microscopía de luz polarizada.

El tejido óseo, por las propiedades ópticas de sus componentes –HAp y colágeno, principalmente– es un material birrefringente –de doble refracción– que al ser observado al microscopio de luz polarizada (LP) permite la identificación de las fibras de colágeno, y con ello la interpretación de la organización de la matriz y de sus componentes, información que no podrá obtenerse con otras técnicas (Bromage *et al.*, 2003). Si bien ambos componentes de la matriz presentan birrefringencia, en huesos recientes la birrefringencia observada al microscopio de luz polarizada proviene mayoritariamente del colágeno, siendo este ópticamente positivo. Los minerales de apatito, que son ópticamente negativos, presentan sus cristales alineados con las fibras de colágeno, por lo que su birrefringencia será la opuesta a la del colágeno. Por ello, en huesos arqueológicos en los que el colágeno esté bien preservado, la birrefringencia observada estará generada por la fracción orgánica (Watson, 1975).

La birrefringencia es observable al microscopio de LP debido a que está constituido por dos filtros polarizadores. El primero, el polarizador, se encuentra situado entre la fuente de iluminación y la muestra, mientras que el segundo filtro, el analizador, se sitúa entre la muestra y los oculares del observador. Los polarizadores permiten pasar la luz en un solo plano de vibración. Están posicionados de forma que la luz al atravesarlos tendrá planos de vibración perpendiculares entre sí. Al situar una muestra birrefringente –como es el caso del colágeno en el tejido óseo– esta presentará anisotropía óptica al interaccionar con el haz de luz polarizada, y dará como resultado una imagen con niveles de luminosidad diferentes según la refracción de la luz al atravesar la muestra, que

dependerá directamente de la orientación de las fibras de colágeno. En la Fig. 3.14A se puede observar la apariencia del tejido óseo de un hueso frontal adulto observado al microscopio óptico de campo claro. Cuando las fibras se disponen transversalmente a la dirección de la propagación de la luz, la imagen aparece con un máximo de luminosidad o brillo (Fig. 3.14B). Si las fibras se disponen paralelas al haz de luz, la imagen se mostrará oscura o extinta, mientras que las fibras en otras orientaciones aparecerán con intensidades intermedias de grises (Schultz, 1997; Bromage *et al.*, 2003). Además, se pueden añadir láminas auxiliares o compensadoras –lámina lambda (λ), llamada también lámina roja de primer orden (Fig. 3.14C); lámina 1/4 de lambda ($1/4 \lambda$) (Fig. 3.14D); o cuñas de diversos materiales, como cuarzo, que producen un retardo entre las ondas, dando como resultado variaciones de los colores de interferencia en la visualización. Estos colores artificiales pueden ayudar en la interpretación de determinadas estructuras, como puede ser el caso de muestras con alteraciones tafonómicas o condiciones histopatológicas (Schultz, 2001; Bromage *et al.*, 2003; Tiesler *et al.*, 2006).

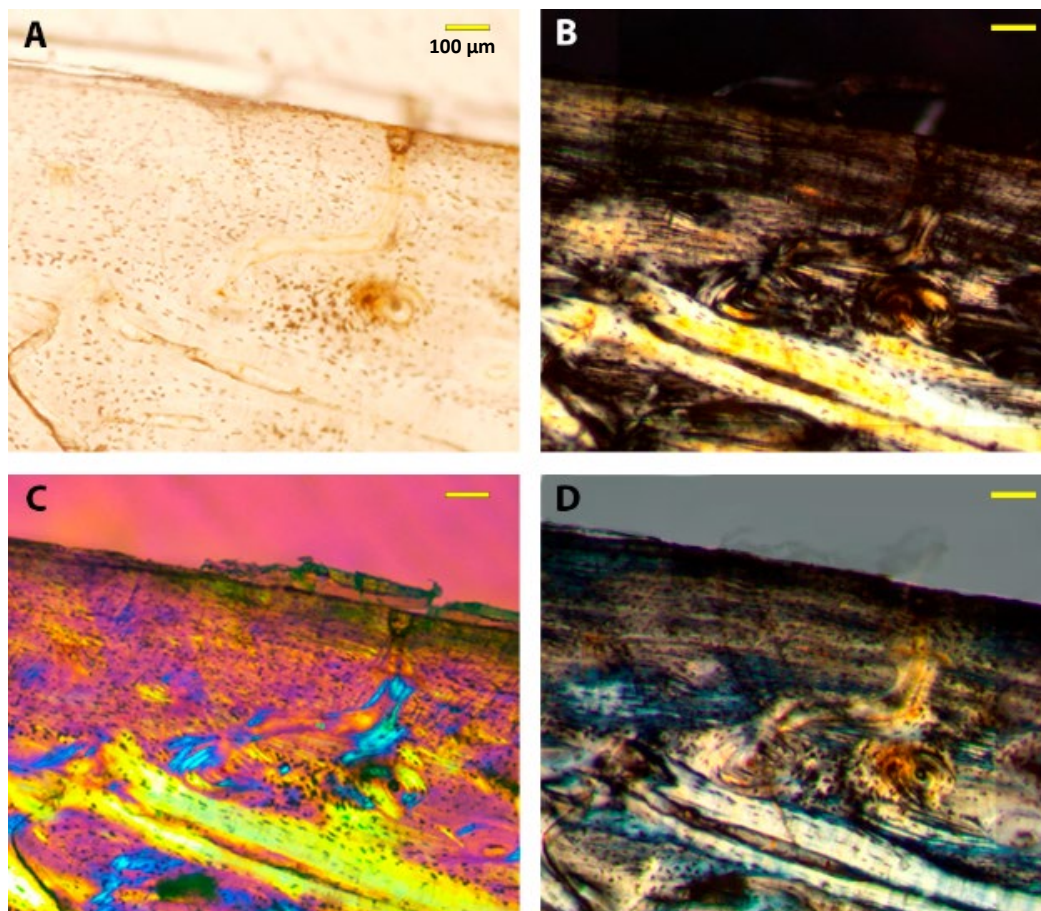


Figura 3.14. Detalle en diferentes microscopías de la misma sección histológica, de la región ectocraneal del hueso frontal adulto (muestra B5, individuo SN20021). A) Observada con el microscopio óptico. B) Observada al microscopio de luz polarizada (LP). C) Bajo LP con una lámina λ como compensador. D) Observada con LP y lámina compensadora $1/4 \lambda$. La escala, barra amarilla, representa 100 μm .

3.4.2. Fotomontajes

De la observación al microscopio se realizaron fotografías secuenciales de la sección completa de cada lámina, mediante la cámara incorporada al microscopio de LP (Olympus DP70, Hamburgo, Alemania) a una resolución de 4x (Fig. 3.15A).

Posteriormente, las imágenes fueron montadas panorámicamente utilizando el editor de imágenes Photoshop (Photoshop CS5 y Adobe Photoshop 2020, Adobe Systems, San José, USA), obteniendo un fotomontaje escalado, que representa la sección histológica completa de cada corte de hueso (Fig. 3.15B).

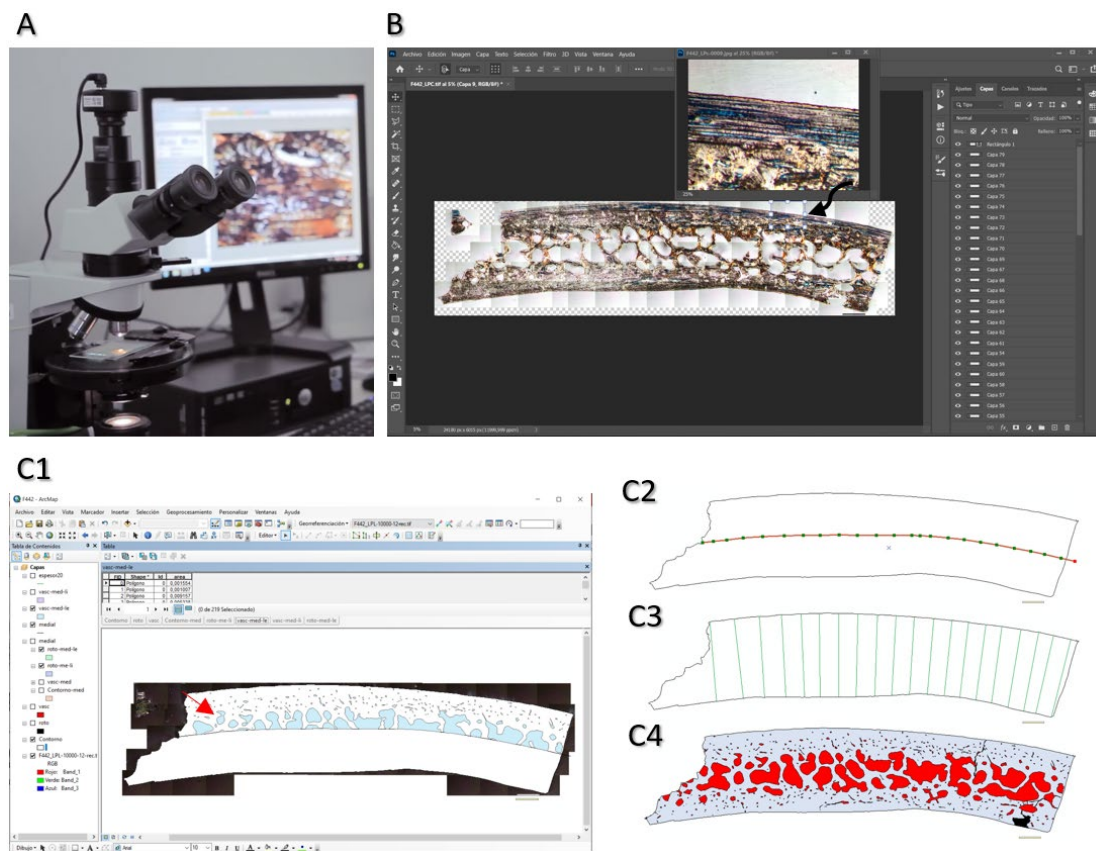


Figura 3.15. Proceso de obtención de imágenes de las secciones histológicas y edición. A) Observación al microscopio de luz polarizada y realización de fotografías digitales. B) Realización del fotomontaje con el editor de imágenes Photoshop 2020. La imagen corresponde a la panorámica compuesta por 77 fotos de la muestra del frontal de SN442. En la ventana aparece una de las fotos y su posición en el fotomontaje, indicado por la flecha negra. C1) Entorno de trabajo del programa ArcGIS durante el procesamiento y dibujo del fotomontaje previamente obtenido. Aparecen representados los compartimentos de la sección media externa (SME) señalado por la fecha roja. C2) Área de la sección y línea media calculada para la obtención de las secciones medias, externa e interna. C3) Compartimentos obtenidos de la sección histológica. En rojo vascularización –VASC–, en azul la matriz mineralizada –MA–, en negro área de la que se carece de información, en este caso por una pequeña rotura de la muestra. C4) Realización de 20 mediciones del espesor de la sección.

3.4.3. Procesado de imágenes

Para el estudio de la compartimentalización de la sección de los huesos (Objetivos 3.1 y 3.2), los fotomontajes fueron procesados usando un programa de análisis de Sistemas de Información Geográfica (SIG) (ArcGIS® 10.7, Esri, Redlands, USA) (Cambrá-Moo *et al.*, 2012) (Fig. 3.15C1-C4).

Esta técnica nos permite definir, dibujando en diferentes capas sobre la imagen de la sección histológica, tanto variables cuantitativas –áreas, distancias entre puntos como el espesor, perímetros– como cualitativas –área de tejido mineralizado (MA) o las áreas o espacios no mineralizados, como la cavidad medular en huesos largos, o la «vascularización» (VASC), que incluirá espacios de reabsorción del hueso, canales vasculares, porosidad y cavidades diploicas– (Fig. 3.15C4). Los mapas y los datos obtenidos pueden ser exportados, incluyendo información de estadísticos descriptivos como el conteo de polígonos, los valores máximo y mínimo registrados, la suma y la desviación estándar (resultados expuestos en el capítulo 6).

3.4.4. Métodos de análisis estadísticos

Por otra parte, la generación de las gráficas e interpretación de los resultados de los datos de la compartimentalización se han procesado con los programas Microsoft Excel® (Microsoft 365, MSO) y Surfer 16® (Golden Software, LLC), a partir de mapas de contornos, denominados mapas de predicción, utilizando la interpolación de Kriging –método geoestadístico que presupone que la distancia o dirección entre dos puntos reflejan una correlación espacial, que puede utilizarse para explicar la variación. Este método es muy utilizado por su eficacia al generar un buen mapa de predicción para la mayoría de los conjuntos de datos (Oliver y Webster, 1990)^{11,12}–, aplicado en el capítulo 6 (véase Fig. 6.6). Las imágenes y gráficas obtenidas se han editado con Adobe Photoshop 2020.

El análisis estadístico se ha realizado con los programas Microsoft Excel® (Microsoft 365, MSO) y IBM SPSS Statistics v.25 ©IBM Corp. (Armonk, NY). A partir de los resultados de los datos compartimentalización se realizó un análisis no paramétrico

¹¹ <https://pro.arcgis.com/es/pro-app/tool-reference/3d-analyst/how-kriging-works.htm> [acceso:15 de enero de 2021]

¹² <https://support.goldensoftware.com/hc/en-us/articles/231348728-A-Basic-Understanding-of-Surfer-Gridding-Methods-Part-1> [acceso: 15 de enero de 2021]

de la correlación entre variables mediante el coeficiente rho de Spearman, para medir la asociación entre datos que no están normalmente distribuidos (Manual del IBM-SPSS, v. 25) (véase apartado 6.1.4 en el capítulo 6).

3.4.5. Cálculo del error interobservador

Se ha calculado el error interobservador de los datos obtenidos de la compartimentalización de las muestras analizadas, correspondiente al Objetivo 3.1, cuyos resultados están desarrollado en el capítulo 6. Para ello se han realizado tres repeticiones realizadas por diferentes investigadores, de las mediciones en tres secciones histológicas de individuos diferentes, calculando tras ello el error estándar (*SE*). Los datos del cálculo del error interobservador se incluyen en el Anexo 5.

3.5 Métodos de análisis de la preservación de los restos óseos

Con el objetivo de evaluar la preservación de los huesos de las diferentes colecciones incluidos en la tesis (véase el Objetivo 1 en el capítulo 2) se han realizado diferentes análisis macro y microscópicos, utilizando diversas metodologías que van a ser explicadas a continuación, y cuyos resultados se exponen en el capítulo 4.

3.5.1 Análisis macroscópico

El estado de preservación macroscópico se evaluó mediante dos métodos: estableciendo las categorías del estado de alteración tafonómica para los esqueletos y mediante la estimación del grado de completitud de los huesos del cráneo.

Existen diversas metodologías que permiten evaluar el estado de preservación macroscópica de los esqueletos. En esta tesis se tuvieron en cuenta las categorías del **estado de alteración tafonómica** (EAT), método propuesto por Rascón Pérez *et al.* (2011) para su aplicación en esqueletos humanos. Esta metodología fue utilizada por la practicidad de la aplicación por su sencillez respecto a otras propuestas más completas, pero más complejas de aplicación –como sería, p. ej., la de Stojanowski *et al.* (2002)–

permitiendo el EAT una rápida y práctica clasificación de los individuos. Su aplicación directamente en la antropología de campo es de gran utilidad, ya que permite hacerse una idea de la preservación de los restos antes de que sean conservados, es decir, se puede aplicar en campo y posteriormente en el laboratorio y comparar así en qué medida el proceso de excavación ha podido alterar la preservación de los esqueletos. Con este método, el valor de la preservación para cada individuo es asignado según nueve categorías estandarizadas obtenidas considerando la completitud de los esqueletos (CE) y la calidad del hueso (CH) (Tabla 3.3).

Por un lado, la completitud de los individuos está basada en el número de regiones anatómicas preservadas de cada esqueleto agrupando los huesos en ocho unidades anatómicas (UA) –cráneo; extremidades superiores, derecha e izquierda; extremidades inferiores, derecha e izquierda; esqueleto axial; y cinturas escapular y pelviana–. De esta manera, un esqueleto se considerará: «completo» representado por siete u ocho UAs; «incompleto» si presenta entre tres y seis UA; «escasos restos» si solo se han preservado una o dos UAs. La calidad del hueso permite valorar la preservación del tejido, clasificando los huesos como «intacto», «alterado parcialmente» o «alterado» (Pérez Rascón Pérez *et al.*, 2011). La combinación de estas variables resulta en una clasificación objetiva de la preservación macroscópica de los esqueletos en tres conjuntos: «bien preservado» (EAT 1, 2 4), «preservación intermedia» (EAT 3, 5, 7), «mal preservados» (EAT 6, 8, 9).

Tabla 3.3. Estado de alteración tafonómica (EAT) según la propuesta de Rascón Pérez *et al.* (2011). El código de color refleja el gradiente de preservación de los restos óseos, desde bien preservados en verde, preservación intermedia en amarillo y en naranja y rojo los más alterados.

Estado de alteración tafonómica EAT		Completitud del esqueleto		
		Completo (7-8 UAs)	Incompleto (6-3 UAs)	Escasos restos (2-1 UAs)
Calidad	Intacto	Tipo 1	Tipo 4	Tipo 7
	Alterado parcialmente	Tipo 2	Tipo 5	Tipo 8
	Alterado	Tipo 3	Tipo 6	Tipo 9

Además, para complementar este método, Rascón Pérez *et al.* (2017) proponen las siguientes descripciones adicionales para evaluar los huesos: «erosionado (completo), puede faltar alguna pequeña porción del hueso, pero se pueden realizar las observaciones previstas y obtener las dimensiones–; «erosionado o roto» (incompleto) si se puede

reconstruir perfectamente el hueso, realizar observaciones y obtener la mayoría de las mediciones y observaciones–; «fragmentado» (incompleto), hueso incompleto y/o fragmentado, no reconstruible, se pueden realizar algunas observaciones, pero la obtención de medidas raramente se podrá obtener; «ausente» si no se ha preservado.

Debido a las características de las colecciones osteoarqueológicas de las que provienen las muestras, este método del EAT solo es aplicable en los individuos de la colección de SN. Para esta colección el estado de preservación ha sido utilizado como un criterio indirecto para la preselección de la muestra, ya que se ha requerido la presencia de huesos referentes a tres de las ocho unidades anatómicas que se consideran en la completitud del esqueleto del EAT– concretamente la unidad craneal, la extremidad superior izquierda (presencia del húmero) y extremidad inferior izquierda (presencia del fémur)– por lo que aquellos esqueletos de SN asignados como escasos restos (tipos 7, 8, 9 del EAT) quedaron descartados en la fase de preselección inicial.

Por otra parte, como estudio complementario a la descripción macroscópica de los esqueletos (anteriormente indicada) se calculó el **grado de completitud** en los cuatro huesos del cráneo de cada individuo –frontal, los dos parietal y occipital– siguiendo las indicaciones del método propuesto por Buikstra y Ubelaker (1994) y modificado por D’Angelo del Campo *et al.* (2017). En este artículo se analizaron cráneos de adulto de dos colecciones de la península ibérica, una de ellas SN de Murcia, también utilizada en la presente tesis. La completitud se ha estimado en diferentes grados, dependiendo del porcentaje total de hueso preservado (Tabla 3.4)

Tabla 3.4. Categorías del grado de completitud de los huesos, según D’Angelo del Campo *et al.* (2017).

Grado	Hueso preservado (%)	Descripción
1	>75	Completo
2	75 – 25	Parcialmente preservado
3	<25	Poco preservado
4	0	Elemento esquelético no encontrado o ausente

A su vez, el estado de preservación de la superficie cortical se ha evaluado mediante el **índice cualitativo de hueso** –*qualitative bone index*, QBI– (Bello *et al.*, 2006), estimando la relación entre la cantidad de superficie intacta frente a la superficie cortical dañada para cada hueso individualmente, para comparar la preservación de las superficies ectocraneal y endocraneal para los huesos en individuo, según las clases de la Tabla 3.5.

Tabla 3.5. Clases del índice cualitativo del hueso, según Bello *et al.* (2006).

Clase	Superficie cortical intacta (%)
1	0
2	1 - 24
3	25 - 49
4	50 - 74
5	75 - 99
6	100

3.5.2. Análisis microscópico

El análisis de los cambios histotafonómicos nos permite evaluar la «calidad» del tejido óseo referida a la micropreservación (Bell, 2012a; Hollund *et al.*, 2018). Para ello son definidas cinco categorías de cambios observables al microscopio.

Para evaluar la calidad general tejido óseo entendida como la micropreservación se han considerado cinco categorías de cambios diagenéticos visibles histológicamente (Garland *et al.*, 1988; Garland, 1989; Jans *et al.*, 2002; Hollund *et al.*, 2018): (1) la presencia de microfisuras, (2) la intensidad de birrefringencia; 3) la presencia inclusiones, 4) la presencia de infiltraciones y (5) la presencia y tipos de destrucciones focales microscópicas –*microscopic focal destruction MFD*–.

Se ha considerado la presencia o ausencia de microfisuras en el tejido óseo. La morfología de los microfracturas asociadas a osteona secundarias ha sido definida de acuerdo con las descripciones de Pfretzschner y Tütken (2011) realizadas a partir de huesos fósiles, quienes vinculan la localización de las grietas en las osteonas secundarias a las condiciones del medio (Fig. 3.16): acuáticas –apareciendo en el límite entre osteonas (Fig. 3.16B– o ambientes secos –radiando del canal de la osteona (Fig. 3.16C); o en la periferia del límite de las osteonas (Fig. 3.16D)–. Las fisuras de gran tamaño no han sido consideradas. Aunque pueden ser generadas por procesos tafonómicos –tales como el estrés físico, cambios de humedad o de temperatura– también pueden producirse debido a otros procesos –como los derivados de la manipulación de los restos en la excavación o durante el procesamiento de las muestras– (Jans *et al.*, 2002).

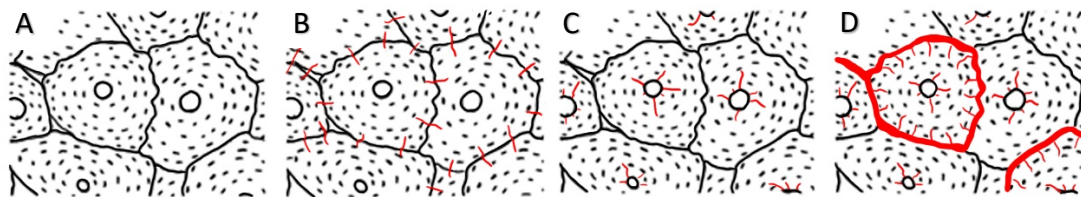


Figura 3.16. Esquema de los tipos de microfisuras (en rojo) de origen diagenético en el hueso. A) Tejido óseo con osteonas secundarias, no se aprecian microfisuras. B) En condiciones acuáticas, microfisuras radiales en los bordes entre osteonas secundarias. C) Bajo condiciones secas, microfisuras que radian desde el canal Harvesiano hacia el tejido óseo. D) Si la desecación continúa, las microfisuras circunferenciales pueden aislar las osteonas de las estructuras adyacentes. Se presentan en el margen de la osteona sin extenderse. Imagen modificada de Pfretzschner y Tütken (2011).

La reducción o ausencia de la birrefringencia del tejido óseo se relaciona con la pérdida del componente orgánico de la matriz y/o la pérdida de la orientación de los cristales de HAp (Schoeninger *et al.*, 1989). Siguiendo el protocolo establecido por Jans (2005), se han establecido las siguientes categorías a la hora de describir la intensidad de la birrefringencia: «0», ausencia de birefringencia; «0,5», birrefringencia reducida; «1», birefringencia óptima.

Las inclusiones fueron definidas por Garland (1989) como la presencia de material externo, de diversa naturaleza, en los espacios del hueso incluyendo espacios trabeculares del tejido esponjoso, canales vasculares y lagunas y canalículos de osteocitos.

Las infiltraciones, definidas por Garland (1989) corresponden a la presencia de material extraño dentro de la propia matriz ósea. En ocasiones pueden ser identificadas como tinciones (Jans *et al.*, 2002).

Hay que considerar que la aproximación a la identificación de estos dos cambios histotafonómicos se ha realizado de manera únicamente descriptiva, ya que no se han realizado análisis químicos para caracterizar la naturaleza de las posibles inclusiones o infiltraciones observadas.

La destrucción focal microscópica –*microscopic focal destruction, MFD*– se corresponden a bioerosiones con apariencia de túneles, canales o *foci*, atribuidos a la acción de microorganismos. Las alteraciones se clasifican según el tamaño, la forma y la presencia de un contorno hipermineralizado a partir de las descripciones e ilustraciones de Hackett (1981) y reinterpretaciones por posteriores autores (Davis, 1997; Jans *et al.*, 2002; Jans, 2008; Brönnimann *et al.*, 2018), ilustradas en la Fig. 1.7 (véase el capítulo 1).

La morfología de la alteración puede cambiar dependiendo de la orientación del corte (longitudinal o transversal) respecto al plano de observación de la sección histológica. Las *MFD* fueron agrupadas por Hackett (1981) en cuatro categorías: tipo «Wedl», lineal longitudinal, frondosos *–budded–*, lamelado. Las características para su identificación aparecen en la Tabla 3.6 (Hackett, 1981; Jans *et al.*, 2002; White, 2009).

Tabla 3.6. Tipos de *foci* / *túneles* para la identificación de destrucciones focales microscópicas (*MFD*), según Hackett (1981), Jans (2008) y White (2009).

	«Wedl»	Lineal longitudinal	Frondoso <i>–budded–</i>	Lamelar <i>–lamellate–</i>
Tamaño y extensión	Entre 5-10 μm	5 - 10 μm en la cortical media $\geq 50 \mu\text{m}$ en la cortical externa	$\sim 30 \mu\text{m}$ separadas entre si unos 80-90 μm	10 - 20 μm hasta 60 x 250 μm
Morfología	Canal centrífugo diámetro uniforme, no recto o uniforme	Canal longitudinal Puede ramificarse y aumentar de diámetro	Brotos de túneles, fronda ramificada y apariencia palmeada	Áreas redondeadas o curvas Siguen las lamelas del tejido
Localización	Atravesando el tejido y los canales vasculares Pueden ramificarse	Delimitado a una sola osteona	Paralelo al eje de las osteonas	No asociada exclusivamente a osteonas Abundan en la región superficial
Vista transversal		Punteados, redondeces	Punteados, redondeces	

El grado de alteración del tejido en cada sección de hueso se analizó mediante la estimación de dos índices semicuantitativos. El **índice histológico de Oxford** –también referenciado como *Oxford histological index*, *OHI*– fue establecido por Hedges *et al.* (1995) para analizar el grado de biodegradación en las muestras, en el que se consideran únicamente las *MFD* (Tabla 3.7). Este índice establece una escala del 0 –no se preserva la microestructura original del tejido– al 5 –tejido bien preservado, comparable al hueso actual–, para el que se va a considerar los rangos indicados en Millard (2001) del *OHI*. De manera complementaria, Hollund *et al.* (2012; 2018) proponen la utilización del **índice general histológico** –*general histological index*, *GHI*– como análogo al *OHI*. Este índice considera todas las alteraciones, sean bioerosiones (*MFD*) o de otro tipo –como las infiltraciones, inclusiones, tinciones, microfisuras, la pérdida de birrefringencia o las destrucciones generalizadas–. Las categorías para la estimación del *GHI* son equivalentes al *OHI* (Tabla 3.7).

Tabla 3.7. Índice Histológico (*OHI*), según Millard (2001).

Índice	Tejido intacto (%)	Descripción
0	<5	Características originales del tejido no identificables, excepto la presencia de canales de Havers
1	<15	Canales de Havers presentes, pequeñas áreas de tejido bien preservado o estructuras lamelares preservadas por el patrón de los <i>foci</i> destructivos
2	<50	Algunas estructuras lamelares preservadas entre las <i>MFD</i>
3	>50	Algunas lagunas osteocíticas preservadas
4	>85	Tejido bastante bien preservado, con cantidades mínimas de <i>MFD</i>
5	>95	Tejido muy bien preservado, similar al hueso moderno

Las categorías del *GHI* son análogas a las descritas por Millard (2001) pero además de las bioerosiones se incluyen otras destrucciones (agrietamiento, tinciones y destrucciones generalizadas) que afectan y pueden obliterar la microestructura (Hollund *et al.*, 2012; 2018).



RESULTADOS Y DISCUSIÓN



Capítulo 4

PRESERVACIÓN DE LOS RESTOS ÓSEOS

4. PRESERVACIÓN DE LOS RESTOS ÓSEOS

4.1. Resultados

A continuación, se presentan los resultados obtenidos del análisis de la preservación de los restos óseos seleccionados –véase el apartado 3.2.1 del capítulo 3–. En este análisis se busca comprobar si existen diferencias de preservación entre yacimientos, entre individuos de un mismo yacimiento y entre huesos de un mismo individuo a partir de los restos óseos seleccionados. Por ello, los resultados se han agrupado en tres bloques, uno para cada contexto arqueológico de procedencia de las muestras. Además, para cada colección se ha realizado una aproximación en dos niveles: macroscópico y microscópico, abarcando con ello el objetivo 1 de esta tesis. Por último, los resultados serán discutidos teniendo en cuenta las alteraciones generales presentes en las muestras de cada colección, considerando los tipos de hueso, las diferencias de preservación entre individuos teniendo en consideración las diferencias asociadas al cambio con la edad, así como entre los huesos de un individuo.

4.1.1. Estudio de la preservación en la colección osteológica de Almansa

Los resultados de las observaciones relativas a las preservación macroscópica y microscópica en los huesos y cráneos de la colección de Almansa (AL) están incluidos en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Datos de la preservación macroscópica y microscópica de los individuos analizados de la colección de Almansa (AL). Estado de alteración tafonómica (EAT) según (Rascón Pérez *et al.*, 2011); grado de completitud (D'Angelo del Campo *et al.*, 2017); índice cualitativo de hueso (QBI) (Bello *et al.*, 2006); índice histológico de Oxford (OHI) (Hedges *et al.*, 1995; Millard, 2001); índice general histológico (GHI) (Hollund *et al.*, 2012), presencia de microfisuras (MF) e intensidad de la birrefringencia (BR) (Jans, 2005). Macroscópicamente se han considerado los huesos por lado, izquierdo (i) y derecho (d).

			Macropreservación								Micropreservación				
			EAT	Grado de completitud		QBI				Muestra	OHI	GHI	MF	BR	
						Lado (i)		Lado (d)							
	Individuo	Hueso		Lado (i)	Lado (d)	LE	LI	LE	LI						
Perinat.	AL20024	Frontal	7	1	.	5	5	.	.	AB	5	4	no	1	
	AL20025	Parietal	7	.	1	.	.	5	5	D	5	4	no	1	
	AL20026	Occipital	8	1	2	5	5	5	5	F	5	3	no	1	
Niñez	AL20022	Frontal	8	1	1	5	5	5	5	B5	5	3	si	0,5	
		Parietal		2	1	5	5	5	5	D7	5	4	si	1	
		Occipital		1	1	5	5	5	5	F5	5	4	si	1	
Adol.	AL22023	Frontal	7	1	1	5	5	5	5	B5	5	3	si	1	
		Parietal		1	1	5	5	5	5	D3	5	3	si	1	
		Occipital		1	1	5	5	5	5	F5	5	2	si	0,5	
Adulto joven	AL20021	Frontal	7	1	1	5	5	5	5	A5	5	3	si	0,5	
										B3	5	4	si	1	
										B5	5	4	no	1	
										B7	5	4	no	1	
		Parietal (i)		1	1	5	5	5	5	C3	5	5	si	1	
										C4	5	4	si	1	
										D3	5	4	si	1	
										D4	5	5	si	1	
		Parietal (d)		1	1	5	5	5	5	E3	5	4	no	1	
										E4	5	5	si	1	
										C6	5	4	no	1	
										C7	5	4	no	1	
		Sutura Sag. Sut. TP (i) Sut. TP (d)									D6	5	4	no	1
											D7	5	4	si	1
											E6	5	4	no	1
											E7	5	4	si	1
		Occipital		1	1	5	5	5	5	D5	5	4	si	1	
										D1	5	5	no	1	
										D9	5	5	si	1	
								F3	5	4	si	1			
								F5	5	3	no	1			
								F7	5	4	si	1			

4.1.1.1. Análisis macroscópico de los restos óseos de Almansa

• Estado de alteración tafonómica

El análisis de la preservación macroscópica de los restos óseos de Almansa (AL) se realizó en los tres huesos perinatales –frontal izquierdo AL20024, parietal derecho AL20025 y escama del occipital AL20026– y en los tres cráneos seleccionados: del niño –AL20022, de $6 \pm 0,5$ años–, del adolescente –AL20023, de $17 \pm 0,5$ años– y del adulto joven –AL20021 de 30 ± 5 años–. Como ya ha sido comentado en el capítulo 3 (para más detalles véase el apartado 3.2.1), al proceder los restos de un osario, los elementos esqueléticos no se encontraban en conexión anatómica, por lo que en este caso el método del estado de alteración tafonómica (EAT), de Rascón Pérez *et al.* (2011) no pudo ser utilizado en su totalidad. Esto es debido a que este método no permite hablar de

«completitud del esqueleto» en los presentes casos, ya que al considerar una única unidad anatómica aislada (UA) la completitud de los esqueletos se establece como escasos restos, que en el caso de la muestra de AL correspondió a las categorías EAT 7 y 8. Sin embargo, este método puede ser aplicado para tratar de unificar criterios y así poder comparar con el resto de las muestras. Este se ha utilizado para evaluar la «calidad del hueso» considerando las descripciones propuestas por Rascón Pérez (2017) que complementan al método original. De esta forma, los huesos aislados y cráneos de AL se encontraban en general en un buen estado de preservación macroscópica encontrándose completos o completos fragmentados. En primer lugar, los huesos perinatales estaban parcialmente alterados. El parietal estaba fragmentado y pudo reconstruirse de manera completa, mientras que la escama del occipital estaba incompleta. En segundo lugar, en el individuo infantil AL20022 el cráneo se encontró alterado parcialmente al presentar fracturas en el hueso parietal derecho y frontal y ausencia de los huesos de la base del cráneo. Por último, el cráneo del adolescente AL20023 y del adulto joven AL20021 se encontraban completos.

- **Grado de completitud**

De manera complementaria, los huesos frontal, parietal y occipital de AL fueron evaluados estimando el grado de completitud siguiendo el método de D'Angelo del Campo *et al.* (2017). De manera general, los huesos se encontraban prácticamente completos. Se obtuvo el grado 1 de completitud (>75 % de hueso preservado) en 19 de los 21 huesos o regiones analizadas macroscópicamente siguiendo la estimación del porcentaje de completitud para los huesos de los individuos en conjunto. Los dos casos restantes presentaban grado 2 (25 – 75 % de hueso preservado), correspondiendo al parietal izquierdo del niño AL20022 y a la escama del occipital perinatal AL20026.

Gracias a las observaciones macroscópicas obtenidas de ambas metodologías se eligió el lado derecho del parietal del cráneo infantil, ya que presentaba una mejor preservación.

4.1.1.2. Análisis microscópico de las secciones histológicas de Almansa

- **Microfracturas**

Se identificaron microfisuras en los cráneos del niño –AL20022, de $6 \pm 0,5$ años–, adolescente –AL20023, de $17 \pm 0,5$ años– y adulto joven –AL20021, de 30 ± 5 años–

estando ausentes en las tres secciones perinatales –hueso frontal AL20024, parietal AL20025, escama del occipital AL20026– de las muestras de AL. Por tanto, más del 60 % de secciones histológicas de AL presentaban microfisuras (Fig. 4.1A). Considerando todas las muestras en conjunto ($n = 31$) –y además teniendo en cuenta que fueron estudiadas diferentes números de secciones en cada tipo de hueso– el occipital ($n = 6$) fue el hueso con mayor presencia de microfisuras (67 %), seguido del frontal ($n = 7$) con un 57 %. En el hueso parietal ($n = 16$, incluida la muestra de la sutura sagital) en más de la mitad de las muestras (56 %) también se detectaron, así como en las dos secciones histológicas de las suturas temporoparietales del adulto.

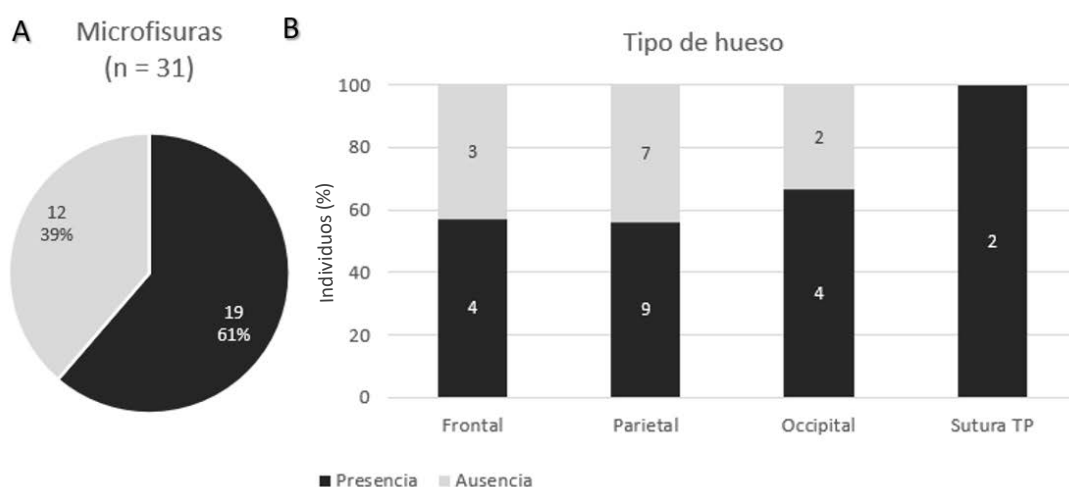


Figura 4.1. Porcentajes de presencia y ausencia de microfisuras en la microestructura de las muestras de la colección de Almansa (AL) ($n = 31$). A) En todas las secciones histológicas en conjunto (número n, porcentaje %). B) En cada tipo de hueso.

Si bien no se realizó una cuantificación de la cantidad de microfisuras presentes se ha observado que la presencia en cada cráneo era aparentemente equivalente entre las secciones histológicas de sus huesos. De esta manera, en las tres muestras del cráneo del niño se identificó la presencia de microfisuras radiales desde las cavidades vasculares o del borde del canal central de osteonas, de acuerdo a los tipos descritos por Pfretzshner y Tütken (2011) (flechas de color rosa, Fig. 4.2A). En las secciones histológicas del adulto un 59 % de las 22 secciones presentaron microfisuras, localizadas de manera aislada y en bajo número, emergiendo radialmente del borde de los canales de las osteonas (flecha de color rosa, Fig. 4.2B.) En las muestras del adolescente se observaron microfisuras en toda la sección, localizadas también radialmente desde el canal de las osteonas secundarias, de los espacios de reabsorción y de las cavidades diploicas (flecha de color rosa, Fig. 4.2C1-C2). Además, se identificaron microfisuras circunferenciales en la delimitación de las

osteonas secundarias siguiendo la denominada línea de cemento (flechas de color rojo, Fig. 4.2C1-C2).

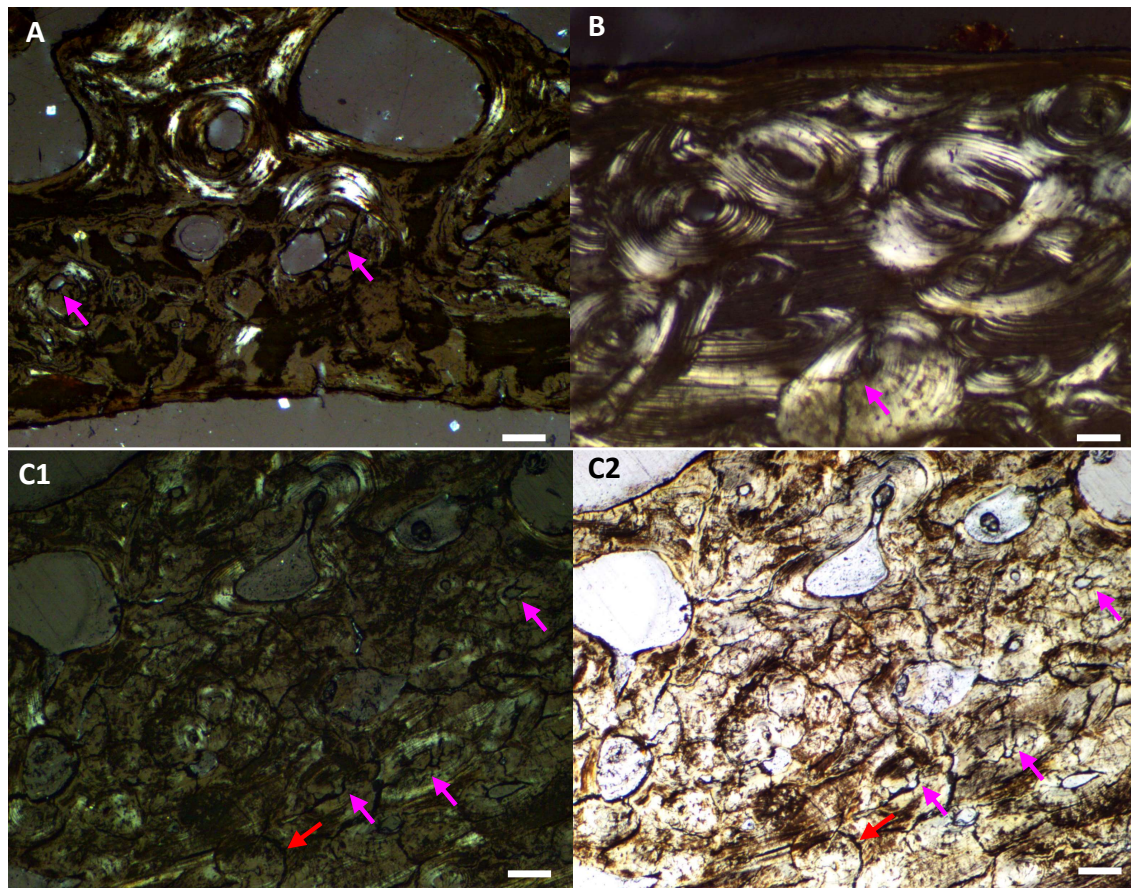


Figura 4.2. Microfisuras en las secciones histológicas de los cráneos de la colección de Almansa (AL) observadas en luz polarizada (LP). A) Región endocraneal del hueso frontal del infantil AL20022 con microfisuras aisladas. B) Detalle de la región subperióstica ectocraneal del parietal derecho del adulto AL20021. Se aprecia una microfisura radial desde el canal de una osteona secundaria. C1) Región de la superficie subperióstica del occipital del adolescente AL20023 con microfisuras en toda la sección y birrefringencia intermedia. C2) Misma región que C1 observada en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. Las flechas de color rosa señalan microfisuras que radian del canal vascular; las flechas rojas señalan microfisuras bordeando osteonas. La escala, barra blanca, representa 100 μm .

• Birrefringencia

En todas las secciones histológicas de AL se observó birrefringencia al microscopio de luz polarizada (LP) (Fig. 4.3). En un 90 % de las secciones histológicas la birrefringencia fue óptima –categoría 1 de acuerdo con Jans (2005)– y solo tres muestras presentaban una intensidad reducida –categoría 0,5– en las muestras del frontal (correspondiente al punto B5) del cráneo del niño (Fig. 4.2A) y del adulto (punto A5), y en el occipital (punto F5) del adolescente (Fig. 4.2C1-C2). Ninguna muestra mostró ausencia de birrefringencia –categoría 0–.

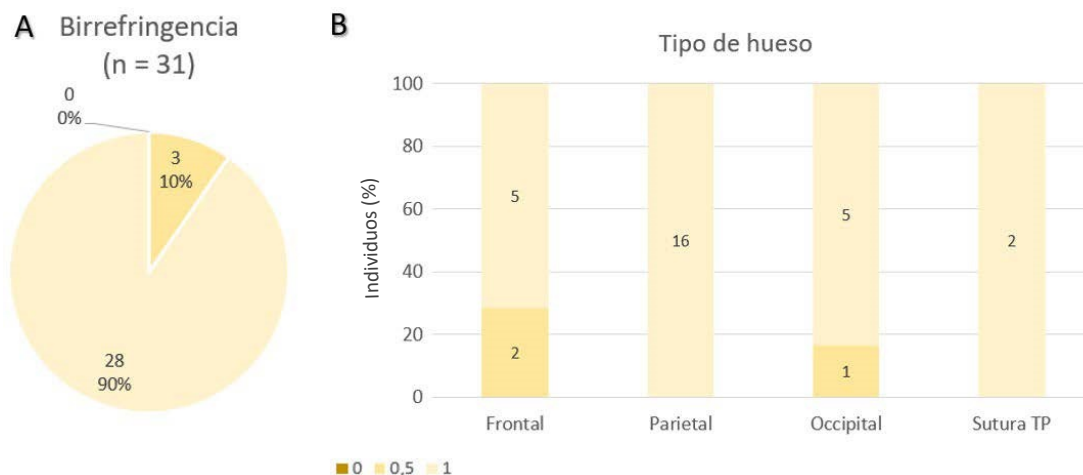


Figura 4.3. Porcentajes de la intensidad de la birrefringencia en las secciones histológicas de la colección de Almansa (AL) (n = 31). A) En todas las muestras en conjunto (número n, porcentaje %) y B) para cada tipo de hueso. Categorías de la intensidad de la birrefringencia según Jans (2005): «0» ausencia, «0,5» reducida, «1» óptima.

• Destrucciones focales microscópicas

En las secciones histológicas (n = 31) de los huesos analizados de AL no se han observado evidencias de bioerosiones o destrucciones focales microscópicas –*MFD*– según las características propuestas por Hackett (1981).

• Destrucciones generalizadas y posibles inclusiones e infiltraciones

Todas las muestras (n = 31) de los huesos craneales de la colección de AL presentaban algún tipo de material localizado en el interior de cavidades que fueron descritos como posibles inclusiones o infiltraciones en los canales de las osteonas y espacios de reabsorción, así como en las lagunas osteocíticas y canalículos. Según las descripciones de Garland (1989) este material puede ser considerado como inclusiones cuando son de procedencia externa al tejido. Las observaciones expuestas a continuación se realizan de manera exclusivamente descriptiva a partir de las observaciones en el microscopio de luz polarizada, ya que no se realizaron analíticas para caracterizar su composición que ayudarían a determinar su posible procedencia.

Las lagunas o poros y los canalículos –que se correspondían con los espacios que ocupaban los osteocitos en el tejido– presentaron una apariencia opaca (Fig. 4.4A-C, flechas blancas) o rojiza-anaranjada (Fig. 4.4D, flechas negras) dependiendo del modo de observación al microscopio, ya que la coloración observada en LP varía dependiendo de la utilización de láminas auxiliares compensadoras.

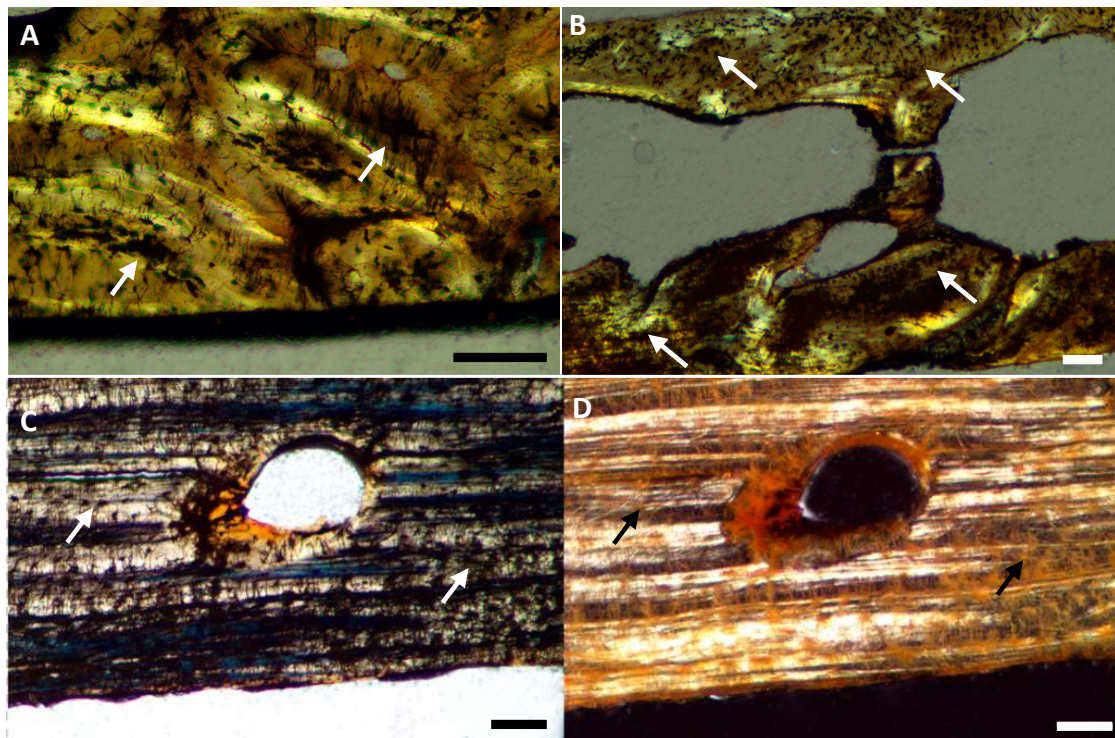


Figura 4.4. Imágenes histológicas de los cráneos de AL en las que se observan posibles infiltraciones en las lagunas osteocíticas y canaliculos (flechas blancas y negras). A) Región endocraneal del frontal perinatal AL20024. Las lagunas osteocíticas y canaliculos aparecen rellenas de material de color negro. B) Sección del parietal perinatal AL20025. Las lagunas osteocíticas aparecen rellenas de material de color negro. C1) Detalle de la región endocraneal del parietal infantil AL20022 observada en LP con $\frac{1}{4}\lambda$. Las lagunas osteocíticas y canaliculos aparecen con material incluido de color negro. D) Misma región que C1 observada en LP. La materia incluida en las estructuras osteocíticas aparecen en color anaranjado. Las escalas, barras en negro y blanco, representan 100 μm .

En los huesos de todas las edades se observó material en la matriz, que según la definición de Garland (1989) podrían corresponder con infiltraciones. Al igual que las inclusiones, las observaciones referentes a infiltraciones se presentan de manera descriptiva ya que no se han realizado análisis para caracterizar su naturaleza o composición.

A su vez, en las secciones histológicas se observó la presencia de material opaco de coloración ocre o marrón dependiendo de la observación al microscopio de LP dispuesto sobre la matriz de tejido óseo, como se observa en la Fig. 4.5A y Fig. 4.5B-D (Fig. 4.5B observada en LP con $\frac{1}{4}\lambda$) respectivamente.

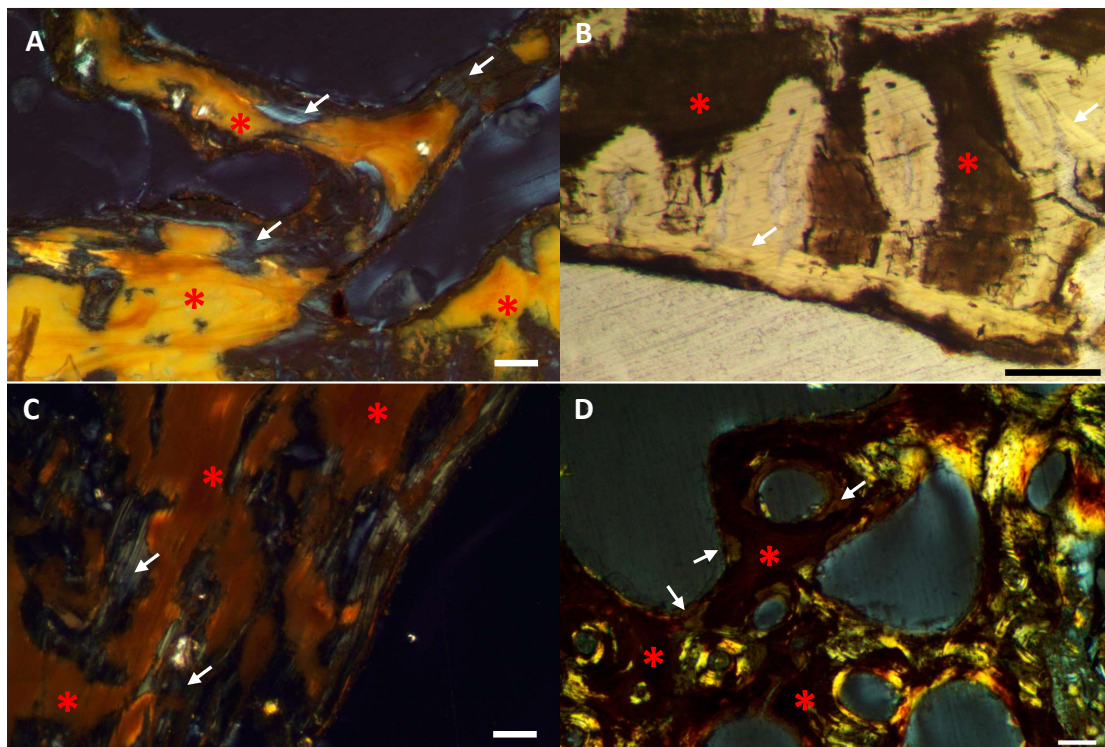


Figura 4.5 Imágenes de las secciones histológicas de los cráneos de AL observadas en LP. Se observa presencia de material sobre la matriz (asteriscos rojos) y birrefringencia de intensidad reducida –grado 0,5 según Jans (2005)– (regiones señaladas con flechas blancas). A) Detalle de la diploe del frontal del infantil AL20022. Se observan áreas opacas por la presencia de material de color marrón anaranjado y birrefringencia intermedia. B) Mismo hueso que en A, detalle de la región subperióstica endocraneal observada en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. Presencia de material marrón sobre el tejido óseo. C) Detalle de la cresta frontal endocraneal del adulto AL20021 –sección histológica del punto A5–. Se observa material opaco de color marrón sobre la matriz e intensidad de birrefringencia grado 0,5. D) Región de la diploe del occipital del adulto AL20021 –sección histológica del punto F5–. Se aprecia material opaco de color marrón sobre la matriz y birrefringencia de grado 0,5 de intensidad en el tejido subyacente. Escalas, barras negras y blancas, 100 μm .

En algunas de las zonas donde el material opaco se localizó más extensamente también se identificó una intensidad de birrefringencia intermedia, grado 0,5 (señalado con flechas blancas en la Fig. 4.5) que dificultó la identificación de la organización de las fibras de colágeno de la matriz. Estas alteraciones podrían corresponder a una destrucción generalizada en esas regiones, según las descripciones de Garland (1989). Estos cambios fueron observados en la muestra del frontal adulto (Fig. 4.5C) cuya localización en el hueso corresponde al punto central y más anterior (punto A5). En esta región del frontal se encontraba el relieve endocraneal entre el surco sagital y la cresta frontal que se había fragmentado durante la preparación de la muestra. De manera similar, la presencia del material opaco y la birrefringencia de intensidad intermedia se observó en la región de la diploe (Fig. 4.5D) del área endocraneal del occipital del cráneo adulto en la muestra central del hueso (punto F5).

• Índices histológicos *OHI* y *GHI*

Al considerar que las muestras no presentan biodegradación, en la estimación del índice histológico de Oxford (*OHI*) propuesto por Hedges *et al.* (1995) se asignó un valor de *OHI* = 5 a todas las secciones histológicas →95 % de tejido óseo intacto considerando las categorías propuestas por Millard (2001)–. Los valores del índice general histológico (*GHI*) propuestos por Hollund *et al.* (2012, 2018) fueron asignados teniendo en cuenta el conjunto de alteraciones y cambios histotafonómicos presentes. Los resultados del *GHI* indicaron que las secciones histológicas presentaban una buena preservación general (Fig. 4.6A). De la consideración de todas las muestras de AL en conjunto (n = 31), un 16 % (n = 5) mostró una muy buena preservación –*GHI* = 5, >95 % de hueso intacto–. Casi dos tercios de los huesos (61 %, n =19) presentaron buena preservación –*GHI* = 4, >85 % de hueso intacto–. En seis de las secciones, 19 % del total, se localizaron zonas con buena preservación, así como otras áreas de mayor extensión cuya matriz de tejido estaba alterada –*GHI* = 3; 85 - 50 % de hueso preservado–. De ellas, solo dos correspondieron al cráneo adulto, las secciones histológicas del frontal del punto A5 y de occipital del punto F5, del que recordemos se han analizado 22 secciones histológicas en total.

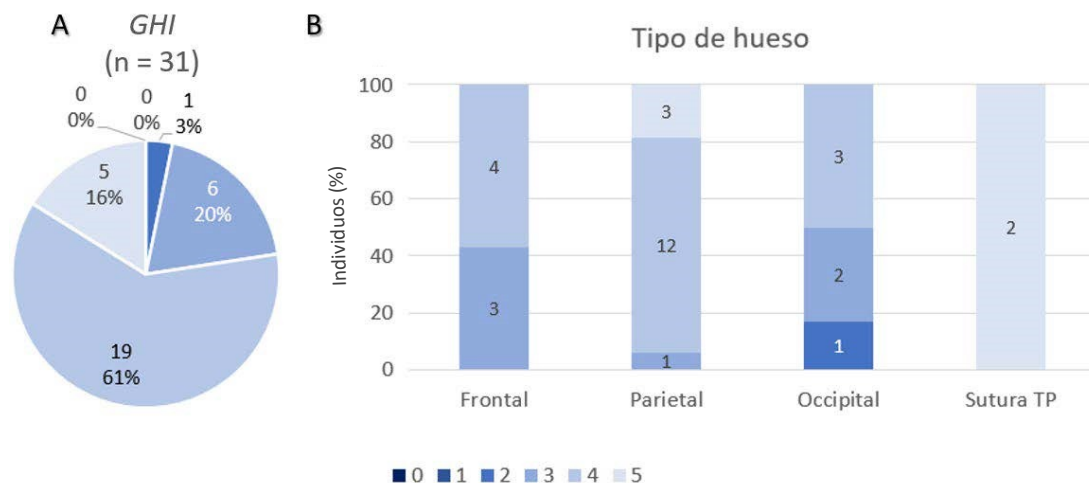


Figura 4.6. Gráficos que representan la distribución de los grados del índice general histológico (*GHI*) en las secciones histológicas de los cráneos de Almansa (AL) (n = 31) A) en general y B) según el tipo de hueso. Valores de *GHI* según Holland *et al.* (2012, 2018). Para esta colección las categorías están representadas desde el grado *GHI* = 2 (<50 % de tejido óseo preservado) al grado *GHI* = 5 (> 95 % de tejido óseo preservado).

Las secciones histológicas del cráneo del adolescente –AL20023– resultaron las peor preservadas, ya que dos de ellas presentaron $GHI = 3$, siendo la microestructura de la muestra del occipital la peor preservada de toda la colección de AL con un valor del $GHI = 2$ –ente un 25 - 50 % de hueso intacto– (véanse los datos resaltados en amarillo en la Tabla 4.1). En esta sección histológica, a su vez, se ha descrito una destrucción generalizada, con intensidad intermedia de la birrefringencia, con presencia de microfisuras extendidas por toda la sección, así como la presencia de material sobre la matriz.

4.1.2. Estudio de la preservación en la colección osteológica de San Nicolás

4.1.2.1. Análisis macroscópico de los restos óseos de San Nicolás

Los resultados de las observaciones relativas a las preservación macroscópica y microscópica en los huesos y cráneos de la colección de San Nicolás (SN) están incluidos en la Tabla 4.2.

Tabla 4.2. Datos de la preservación macroscópica y microscópica de los individuos analizados de la colección San Nicolás (SN). Estado de alteración tafonómica (EAT) según (Rascón Pérez *et al.*, 2011); grado de completitud (D'Angelo del Campo *et al.*, 2017); índice cualitativo de hueso (QBI) (Bello *et al.*, 2006); índice histológico de Oxford (OHI) (Hedges *et al.*, 1995; Millard, 2001); índice general histológico (GHI) (Hollund *et al.*, 2012), presencia de microfisuras (MF) e intensidad de la birrefringencia (BR) (Jans, 2005). Macroscópicamente se han considerado los huesos por lado, izquierdo (i) y derecho (d).

			Macropreservación									Micropreservación			
			EAT	Grado de completitud		QBI				Muestra		OHI	GHI	MF	BR
						Lado (i)		Lado (d)							
				Individuo	Hueso	Lado (i)	Lado (d)	LE	LI						
Infantil	SN102	Frontal	2	1	1	5	5	5	5	B5	1	0	si	0	
		Parietal		2	1	5	5	5	5	D3	2	1	si	0.5	
		Occipital		1	1	5	4	5	4	F3	2	1	si	0	
		Húmero		1	4						0	0	si	0	
	SN615	Frontal	3	1	1	5	5	5	5	B5	5	3	no	0.5	
		Parietal		2	2	5	3	5	5	D7	5	3	no	1	
		Occipital		2	2	5	5	5	5	F5	4	3	no	0.5	
		Húmero		3	1						4	3	no	1	
Niñez	SN174	Frontal	3	3	2	5	5	5	5	B5	1	0	no	0.5	
		Parietal		3	1	5	5	5	5	D7	0	0	no	0	
		Occipital		3	2	5	5	5	5	F5	1	0	no	0	
		Húmero		2	1						0	0	si	0	
Juvenil	SN256	Frontal	2	3	3	5	5	5	5	B5	2	2	si	0.5	
		Parietal		2	2	5	5	5	5	D3	3	3	no	1	
		Occipital		3	4	5	5	5	5	G1	1	1	si	0	
		Húmero		1	1						0	0	si	0	
	SN442	Frontal	2	2	2	5	5	5	5	B7	5	3	si	0.5	
		Parietal		1	2	5	5	5	5	D7	5	3	no	0.5	
		Occipital		2	2	5	5	5	4	F7	4	2	si	0.5	
		Húmero		2	1						3	2	no	0.5	
SN248.1	Frontal	2	1	1	5	5	5	5	B3	3	3	no	0.5		
	Parietal		2	1	5	5	5	5	D3	2	2	no	0.5		
	Occipital		1	1	5	5	5	5	F3	3	3	no	1		
	Húmero		2	1						0	0	no	0		
Adolescente	SN299	Frontal	2	4	1	5	5	5	5	B7	2	2	no	0.5	
		Parietal		4	1	5	5	5	5	D7	1	1	no	0.5	
		Occipital		2	2	5	5	5	5	F7	1	1	si	0.5	
		Húmero		1	2						2	2	no	0.5	
	SN371	Frontal	3	3	3	5	3	5	3	B5	2	2	si	0.5	
		Parietal		3	2	5	2	5	2	D5	2	2	si	0.5	
		Occipital		4	3	5	5	5	5	G9	2	2	si	0.5	
		Húmero		2	1						2	1	no	0.5	
	SN595	Frontal	2	1	1	5	5	5	5	B5	1	1	no	0.5	
		Parietal		1	1	5	5	5	5	D3	1	0	no	0.5	
		Occipital		1	2	5	5	5	5	F5	1	1	no	0.5	
		Húmero		2	2						0	0	no	0	
	SN513	Frontal	2	3	2	5	5	5	5	B7	3	3	no	1	
		Parietal		2	1	5	3	5	2	D7	3	3	no	1	
		Occipital		2	1	5	5	5	5	F7	2	2	no	0.5	
		Húmero		2	1						1	1	si	0.5	
SN142	Frontal	5	2	1	5	5	5	5	B7	2	2	si	0.5		
	Parietal		1	1	5	5	5	5	D3	1	1	no	0.5		
	Occipital		1	1	5	5	5	5	F3	1	1	si	0.5		
	Húmero		2	2						2	1	no	0.5		
Adulto joven	SN136	Frontal	5	2	2	5	5	5	5	B7	3	3	no	0.5	
		Parietal		2	2	5	5	5	5	D3	1	0	no	0	
		Occipital		4	3	5	5	5	5	G9	0	0	no	0	
		Húmero		1	1						2	1	no	0.5	

• Estado de alteración tafonómica

A partir de las observaciones macroscópicas realizadas de la evaluación del estado de alteración tafonómica (EAT) (Rascón Pérez *et al.*, 2011) un 58 % de los individuos seleccionados de SN ($n = 12$) se encontraban bien preservados ($n = 7$), mientras que el 42 % ($n = 5$) presentaba una preservación intermedia. En la Tabla 4.3 aparecen representados los tipos de EAT con el número de individuos correspondientes en cada categoría.

Tabla 4.3. Resultados del estado de alteración tafonómica –EAT– y distribución de los individuos ($n = 12$) según la propuesta de Rascón Pérez *et al.* (2011). El código de color refleja el gradiente de preservación de los restos óseos desde bien preservados en verde, preservación intermedia en amarillo y en naranja y rojo los más alterados. Los esqueletos con escasos restos (EAT tipos 7, 8 y 9) estaban excluidos de la muestra de estudio.

Estado de alteración tafonómica EAT		Complejidad del esqueleto		
		Completo	Incompleto	Escasos restos
Calidad del hueso	Intacto	Tipo 1	Tipo 4	Tipo 7
	Alterado parcialmente	Tipo 2 (7)	Tipo 5 (2)	Tipo 8
	Alterado	Tipo 3 (3)	Tipo 6	Tipo 9

Si se analizan más detalladamente los resultados obtenidos del EAT, respecto a la completitud del esqueleto considerando para ello el número de unidades esqueléticas (UE) preservadas, los resultados reflejan que un 83 % de los individuos fueron considerados completos –presentando 7 u 8 UEs– de los cuales un 58 % se preservaron parcialmente alterados (EAT tipo 2) y un 25 % de individuos presentaron huesos alterados (EAT tipo 3). Los otros dos esqueletos restantes (17 %) –el adolescente de mayor edad (SN142, de 18 ± 3 años) y el adulto joven (SN136, <21 años)– se preservaron incompletos (entre 6 y 3 UEs) y parcialmente alterados (EAT tipo 5).

Si tomamos como referencia la localización de los individuos seleccionados en el yacimiento ($n = 12$), no se observaron diferencias aparentes en el EAT teniendo en cuenta el sector o la profundidad a la que se encontraba cada enterramiento –niveles–. Siguiendo el criterio de agrupación de cortes y potencias del yacimiento propuesto por García Barros (2013) (Tabla 4.4), un 75 % de los 12 individuos estudiados fueron encontrados en la mitad oeste, correspondiendo un 17 % al corte AB ($n = 2$; SN174 y SN442) y el 58 % ($n = 7$) al corte CD.

Tabla 4.4. Criterio de reunificación de niveles (potencias) de San Nicolás (SN) (García-Barrios, 2013) y datos correspondientes a los individuos en el yacimiento.

Niveles	Cotas (m)	Individuos	
		Datos arqueológicos	Nivel estimado
1	-1,35 / -2,11	SN615	SN595
2	-2,11 / -2,37		SN102
3	-2,37 / -2,47		
3-4	-2,37 / -2,7	SN256	SN174
4	-2,47 / -2,7	SN136	SN248.1
5	-2,7 / -3	SN299, SN371, SN142	
6	-3 / -3,4	SN442	
7	-3 / -3,8	SN513	

Solo un individuo pertenece a la sección este, el individuo SN615 (corte E). De los dos individuos restantes (SN248.1 y SN595) no estaban registrados los datos de su localización en el yacimiento. Si bien, siguiendo la correspondencia numérica del inventario, el individuo SN248.1 fue asignado al corte CD, mientras que el individuo SN595 pertenecía posiblemente al sector este –segunda parte excavada del yacimiento–. No se encontró registrado el valor de las cotas en cuatro individuos por lo que se les asignó la profundidad según la correspondencia del inventario (individuos en color discontinuo en la Fig. 4.7).

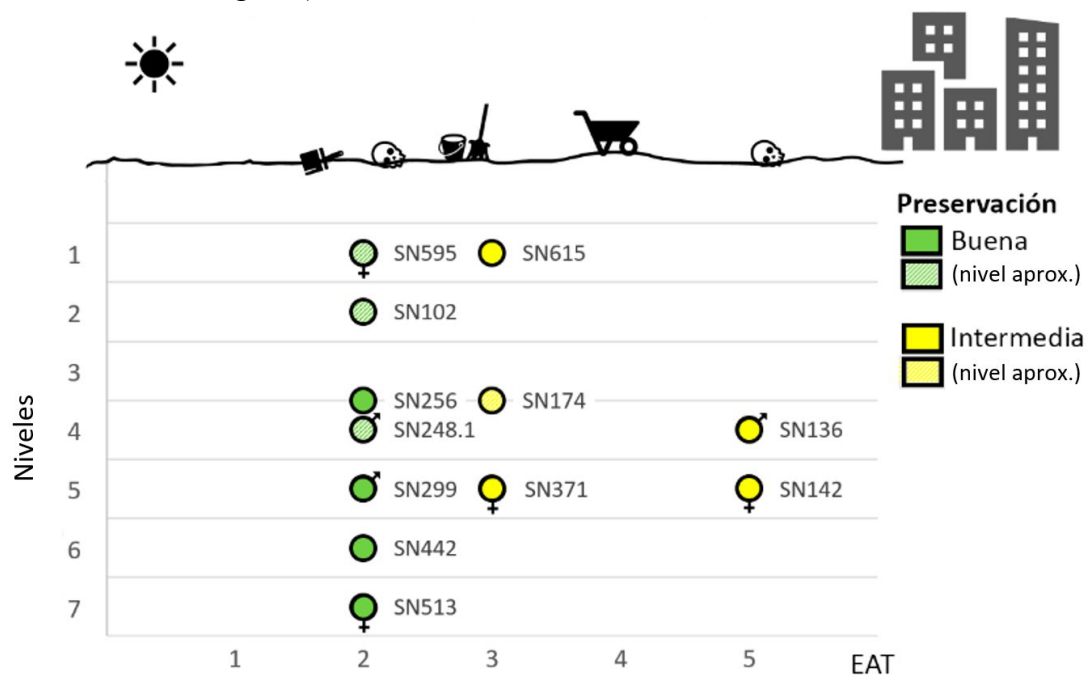


Figura 4.7. Representación de los individuos de San Nicolás (SN) teniendo en cuenta los niveles –la profundidad a la que fueron encontrados– según la reagrupación en siete potencias de García-Barrios (2013)– con respecto la categoría del estado de alteración tafonómica –EAT– (Rascón Pérez et al., 2011). En color verde preservación buena, en color amarillo la preservación intermedia.

No se aprecia una distribución diferencial de los individuos bien preservados o de preservación intermedia en determinadas profundidades siguiendo la representación de las categorías del EAT respecto al nivel en la que fueron hallados los individuos (Fig. 4.7). Los individuos con buena preservación (EAT 2) se encontraron distribuidos entre los siete niveles de manera homogénea. Por otra parte, cuatro de los cinco individuos con preservación intermedia (EAT 3 y 5) se localizaban entre los niveles 3 a 5, siendo a estas profundidades (entre -2,47 y -3 m) donde se localizaban casi el 60 % de individuos estudiados (7 de 12 individuos). Las variables biológicas (edad y sexo) de los individuos considerados tampoco parecen guardar relación con el estado de alteración tafonómica o su localización en el yacimiento.

- **Grado de completitud**

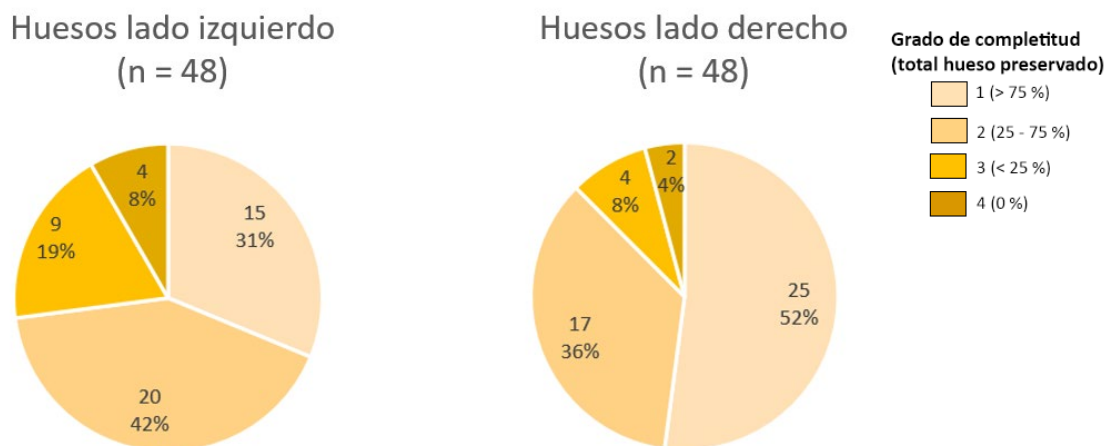
El porcentaje de hueso preservado de los individuos de SN fue estimado mediante el análisis de la completitud de los huesos seleccionados –frontal, parietales, occipital y húmeros– comparando sus lados siguiendo la propuesta de D’Angelo del Campo *et al.* (2017). Los valores generales, así como de cada hueso aparecen en la Fig. 4.8.

Si consideramos los huesos de los 12 individuos de SN de forma conjunta – $n = 96$; 48 pares de huesos del lado derecho e izquierdo– se puede destacar que en general el lado derecho de los huesos se ha preservado más completo respecto al lado izquierdo (Fig. 4.8A; huesos del lado derecho: grado 1 = 52 %; grado, 2 = 36 %; huesos del lado izquierdo: grado 1 = 31 %; grado 2 = 42 %). Esta relación también se observó al considerar los cuatros tipos de hueso por separado obteniendo porcentajes de completitud mayores para el lado derecho para los huesos del neurocráneo –frontal, parietal y occipital– y para los húmeros (Fig. 4.8B).

Los resultados de completitud obtenidos según el tipo de hueso del cráneo señalan que el parietal fue el hueso preservado más completo entre los individuos y también considerando los huesos por lado. El parietal derecho registró los mayores valores de completitud preservando más del 75 % del hueso –grado 1– en siete individuos (58 %); y entre un 25 - 75 % de hueso preservado –grado 2– en los restantes cinco individuos (42 %). El parietal izquierdo fue el hueso preservado más completo del lado izquierdo –grado 1 en tres individuos (25 %), y grado 2 en seis individuos (50 %)–. Por otra parte, el

occipital registró los menores porcentajes de preservación y fue el hueso en el que mayor número de ausencias se observaron. Solo se preservó un pequeño fragmento del occipital de la región del asterion en tres individuos –el juvenil SN256; el adolescente SN371 y el adulto joven SN136–, estando el resto de hueso ausente, grado 4. Por tanto, de acuerdo con los datos obtenidos, se pueden ordenar los tipos de hueso craneales, según el grado de completitud, de la siguiente forma: parietal derecho > frontal derecho > occipital derecho > parietal izquierdo > frontal izquierdo > occipital izquierdo.

A



B

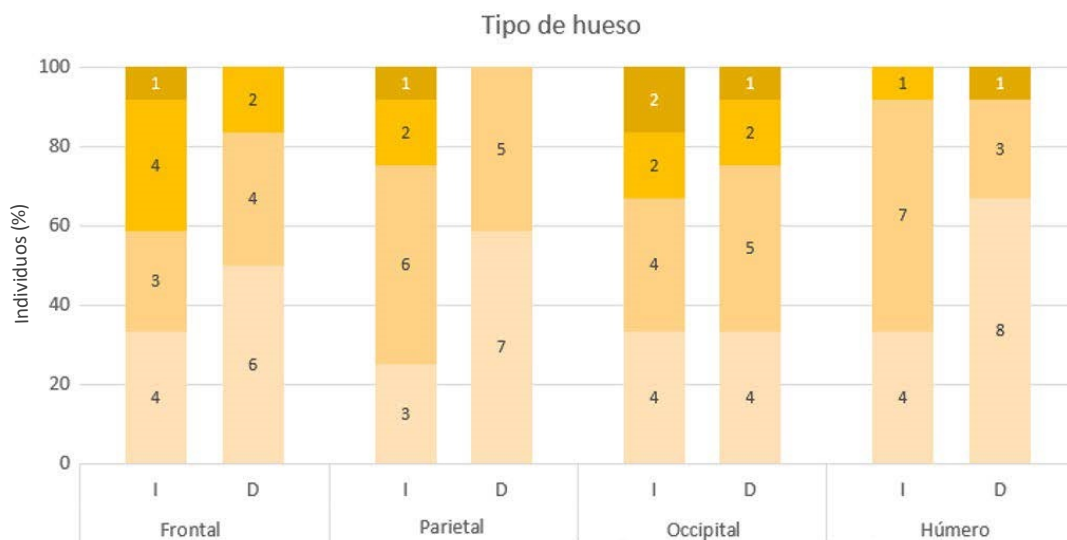


Figura 4.8. Grado de completitud macroscópica (de acuerdo con D'Angelo del Campo *et al.*, 2017) de los huesos de San Nicolás (SN). A) Total de huesos de cada lado (n = 48, para cada lado) considerado el número y el % total de individuos. B) Grado de completitud considerando cada tipo de hueso y lado, para los 12 individuos. Completo –grado 1: más del 75 % preservado–, parcialmente preservado –grado 2: entre el 75 y 25 %–, mal preservado –grado 3: menos de un 25 %– y elemento esquelético ausente –grado 4, 0 % de hueso preservado–.

Si se consideran los húmeros en conjunto ($n = 24$; 12 pares) los resultados señalan que se preservaron en general más completos respecto a los grados obtenidos para los huesos del cráneo, considerando tanto en conjunto todos los huesos o por lados –húmeros grado 1 = 50 %; grado 2 = 42 %–. Teniendo en cuenta los huesos según el lado, tanto para el derecho como para el izquierdo, en los húmeros se obtuvieron valores más altos de huesos completos y preservados parcialmente (grados 1 y 2) con respecto a los huesos de cada lado del cráneo, exceptuando al individuo SN102, cuyo húmero derecho se encontraba ausente (grado 4). Hay que recordar que como criterio de selección de la muestra se requería presencia de la diáfisis del húmero izquierdo, mientras que para los huesos del cráneo el requisito implicaba la presencia del tipo de hueso –frontal, parietal u occipital– con independencia del lado.

No existe relación aparente cuando se considera el grado de completitud de los huesos preservados con la edad de muerte, ya que p. ej., los individuos en los que el cráneo se preservó más completo correspondían con el infantil SN102 y el adolescente SN59.

• Índice cualitativo de hueso

El estado de preservación macroscópico de la superficie cortical se evaluó mediante el índice cualitativo de hueso –*QBI*, *qualitative bone index*– propuesto por Bello *et al.* (2006) que considera cada hueso de manera individual. Este índice permitió comparar la preservación de las superficies ectocraneales con las endocraneales del individuo.

En todos los individuos de SN se obtuvo la clase 5 del *QBI* (entre 99 % y un 75 % de la superficie intacta) para la superficie ectocraneal. Sin embargo, en cuatro individuos la superficie endocraneal presentaba erosiones (véanse datos señalados en color amarillo en la Tabla 4.2), siendo especialmente notables en los individuos SN371 y SN513 (Fig. 4.9) en los cuales parte de la superficie endocraneal se encontraba muy erosionada quedando expuesta la diploe (clase 2 entre un 1 y 24 % de superficie cortical intacta; clase 3 entre un 25 y 49 %).

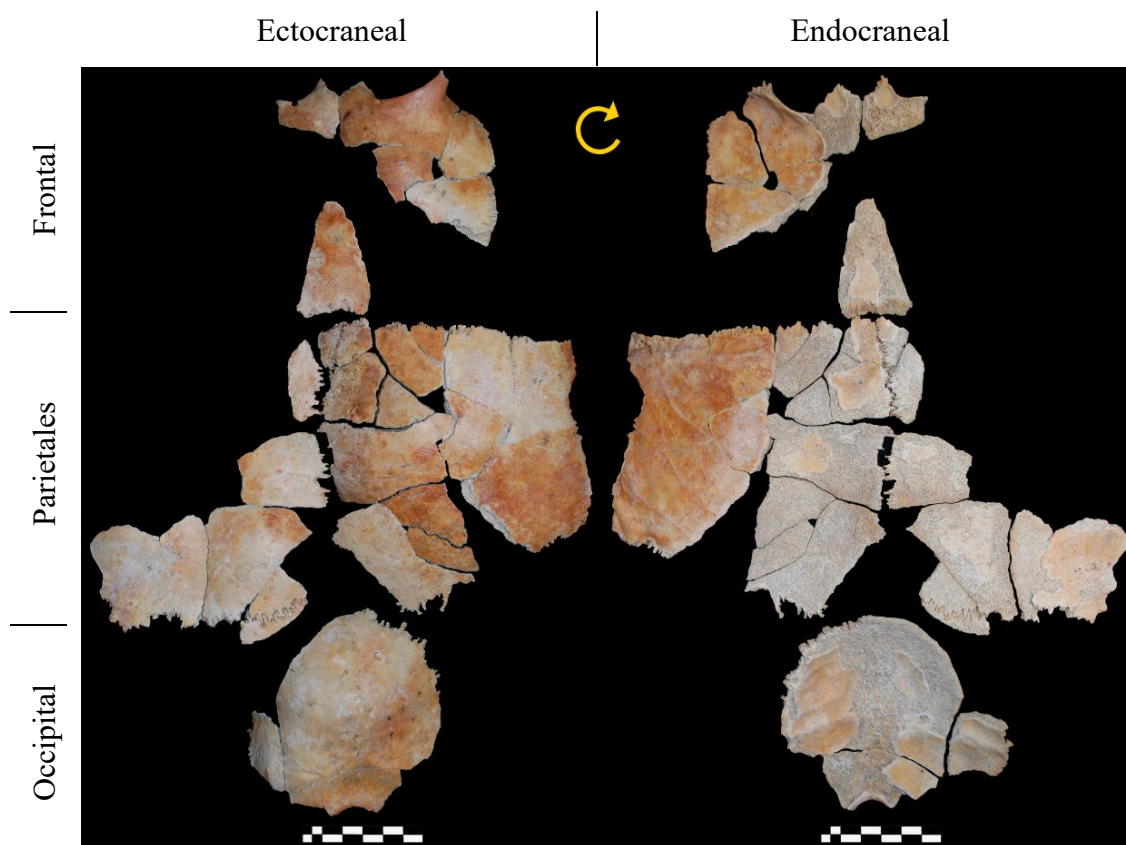


Figura 4.9. Huesos del cráneo del individuo SN513. A) Vista ectocraneal, puede verse los cambios de coloración de los fragmentos. B) Vista endocraneal, se aprecia la extensa erosión –clase 3 (lado derecho) y clase 2 (lado izquierdo) del *BQI*–, dejando a la vista las celdillas de la diploe en la región medial e izquierda del cráneo.

Se observó una alteración relacionada con los cambios en la coloración en los huesos del cráneo del individuo SN299. Los huesos presentaban manchas de color verde localizadas principalmente en la superficie endocraneal de los parietales y del occipital (Fig. 4.10). Las manchas se asemejaban a las producidas de origen biológico –derivado de la actividad de organismos como musgo, líquenes o algas– y parecen no corresponderse con otras manchas verdes relacionadas con la oxidación del cobre como las observadas en otros individuos de SN (González Martín, 1999; Zapata Osorio, 2012).



Figura 4.10. Superficie endocraneal del parietal derecho del individuo SN299 en el que pueden apreciarse manchas de color verde. El área punteada en rojo corresponde a la región de hueso extraído para el análisis histológico.

4.1.2.2. Análisis microscópico de las secciones histológicas de San Nicolás

• Microfisuras

Se observó la presencia de microfisuras en la microestructura de ocho de los 12 individuos de SN (67 %) (Fig. 4.11). Los cuatro individuos en los que no se observaron son de edades muy dispares, incluyendo uno de los individuos de menor edad, el infantil SN615, un juvenil (SN248.1), un adolescente (SN595) y el individuo de mayor edad, el adulto joven SN136. Tres individuos presentaban microfisuras solo en uno de sus huesos: en la sección histológica del occipital del individuo SN174 (niñez) y en las secciones de los húmeros correspondientes al individuo SN371 (juvenil) y a SN595 (adolescente). En dos individuos juveniles (SN256 y SN371) se observaron microfisuras en tres de sus huesos y únicamente un individuo (el infantil SN102) mostró presencia de microfisuras en los cuatro huesos analizados.

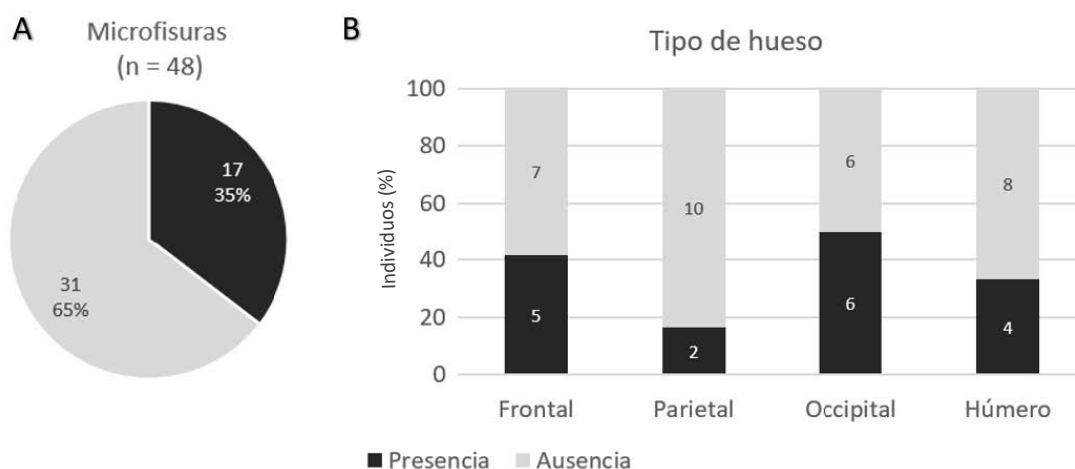


Figura 4.11. Gráficos de los porcentajes de presencia y ausencia de microfisuras en la microestructura de las muestras de la colección de San Nicolás (SN) (n = 48). A) Todas las muestras en conjunto y B) en cada tipo de hueso.

Del análisis de todas las secciones histológicas de los huesos de SN (n = 48) se observó presencia de microfisuras únicamente en un tercio de las secciones (35 %, n = 17) (Fig. 4.11A). La observación de microfisuras según el tipo de hueso (Fig. 4.11B) reflejó una mayor presencia en las muestras del occipital encontrándose en la mitad de los individuos (n = 6). Le siguen el frontal, con presencia en cinco secciones histológicas; y el húmero, observadas en cuatro muestras. El parietal es el hueso en el que menos presencia de

microfisuras fue observada, estando presentes en la microestructura de dos individuos en los que se han observado en tres huesos (SN371) o en sus cuatro huesos (SN102).

• Birrefringencia

La birrefringencia observada resultó ser de intensidad media de manera general en los individuos de SN. Se obtuvo un grado 0,5 –de las categorías de intensidad de birrefringencia propuestas por Jans (2005)– en un 62 % de las secciones histológicas analizadas.

Sin embargo, la intensidad no se observó de manera homogénea entre las secciones histológicas de los huesos de cada individuo. Los resultados indicaron que todos los individuos presentaban baja o ausencia de birrefringencia en al menos dos de sus cuatro huesos analizados (Tabla 4.2). En seis de las 48 secciones histológicas –13 %– se determinó una buena intensidad de la birrefringencia (grado 1) observada en cuatro individuos, dos de los cuales presentaban este grado en dos de sus cuatro huesos –individuo infantil SN615 y el adolescente SN513– o solo en una sección –individuos juveniles SN256 y SN248.1– (véanse datos señalados en verde en la Tabla 4.2). Únicamente en cuatro individuos se observó el mismo grado de birrefringencia en sus cuatro huesos analizados, correspondiendo al grado 0,5 –individuos juveniles SN442, SN299 (Fig. 4.13B), SN371 y el adolescente SN142–.

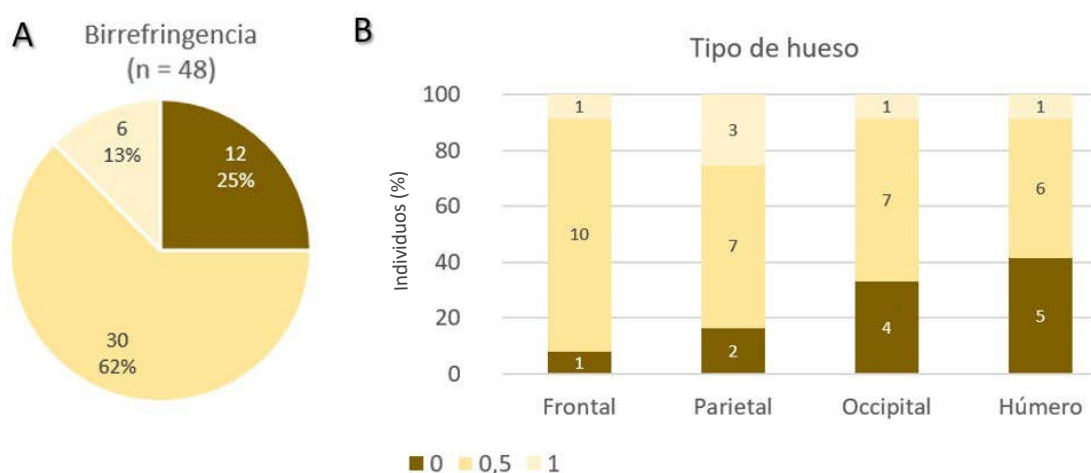


Figura 4.12. Porcentajes de la intensidad de la birrefringencia en las secciones histológicas de la colección de San Nicolás (SN) (n = 48). A) En todos los huesos en conjunto y B) en cada tipo de hueso. Categorías de la intensidad de la birrefringencia según Jans (2005): «0» ausencia, «0,5» reducida, «1» óptima.

La ausencia de birrefringencia –grado 0– fue asignada a un 25 % del total de secciones histológicas distribuidas en la mitad de los individuos. En los individuos adolescentes SN371 y SN513 se observó un abrupto cambio de apariencia con zonas no alteradas en la región ectocraneal y áreas con ausencia de birrefringencia, en las que no se distinguen los tejidos en la región endocraneal (Fig. 4.13A).

Del análisis de los valores de birrefringencia por tipo de hueso del cráneo se obtuvo que el parietal es el que presentó un grado mayor de birrefringencia general obteniendo grado 1 en un 25 % ($n = 3$) de los individuos –SN615; SN256; SN513– y grado 0,5 –intensidad intermedia– en un 58 % ($n = 7$) de los individuos. Los dos individuos restantes (17 %) presentaron ausencia –grado 0– de birrefringencia correspondiendo a las secciones histológicas del hueso parietal del SN174 –de $4 \pm 1,5$ años– y del adulto joven SN136 –<21 años–. Le sigue el hueso frontal, que presentaba óptima birrefringencia en el individuo adolescente SN513 –de 15 ± 3 años–, mientras que el 83 % ($n = 10$) de los individuos presentaron birrefringencia intermedia –grado 0,5–, o ausencia en el infantil SN102.

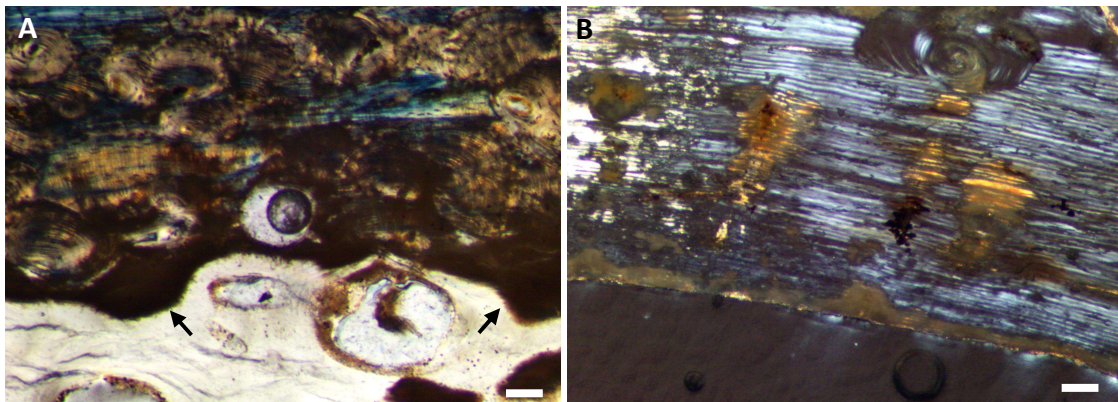


Figura 4.13. Detalles de las secciones histológicas de la colección de San Nicolás (SN) en las que se aprecia ausencia y reducción de la birrefringencia. A) Hueso occipital del adolescente SN513 en el que se distinguen los tejidos (región ectocraneal, superior en la foto) y una abrupta ausencia de birrefringencia en la sección inferior (flechas negras). B) Frontal del adolescente SN299 con intensidad reducida de la birrefringencia. Las escalas, barra blanca, representan 100 μm .

El húmero fue el hueso que presentó el grado más bajo de birrefringencia (grado 0) en un 42 % ($n = 5$) de los individuos, seguido por el occipital entre los huesos del cráneo, con ausencia de birrefringencia en un 33 % ($n = 4$) de individuos.

El grado de birrefringencia observado parece no guardar relación con el tipo de EAT, la profundidad de los enterramientos o con la edad de los individuos. Si bien dos de los individuos más jóvenes presentaban tres de sus secciones histológicas con ausencia de birrefringencia –el infantil SN102 y el niño SN174–, el otro individuo más joven –SN615– presentaba una de las mejores intensidades registradas –dos huesos con grado 1 y los otros dos huesos con grado 0,5–.

- **Destrucciones focales microscópicas**

El análisis microscópico de las secciones histológicas de SN reveló también que en todos los individuos analizados se identificaron evidencias de alteraciones generadas por biodegradación en alguna de sus secciones (Fig. 4.14). Del total de muestras analizadas ($n = 48$) en un 92 % de las secciones histológicas se observaron *MFD* del tipo «no Wedl» en diferentes grados de extensión en la sección histológica, variando entre individuos, entre los huesos de un mismo individuo y en una misma sección.

Los tipos de túneles o *foci* observados corresponden a las categorías tipo lamelar, lineal longitudinal y tipo frondoso –*budded*–. Con frecuencia se identificaron punteados o *foci* que formaban agregados, que al unirse de manera coalescente en ocasiones adoptaban la morfología asociada a las alteraciones *budded*, de mayor tamaño. Este tipo de cambios se observaron en los tejidos lamelares de la cortical y endósticos (Fig. 4.14A-D, F) así como en la unidad estructural de las osteonas (Fig. 4.14D, F) –señalado con flechas de color azul y rosa–. Un dato destacable observado al aumentar la extensión de la bioerosión es la imposibilidad de identificar los canalículos o lagunas osteocíticas, característica que es señalada en la descripción del método de asignación de los grados del índice histológico *OHI* (Millard, 2001).

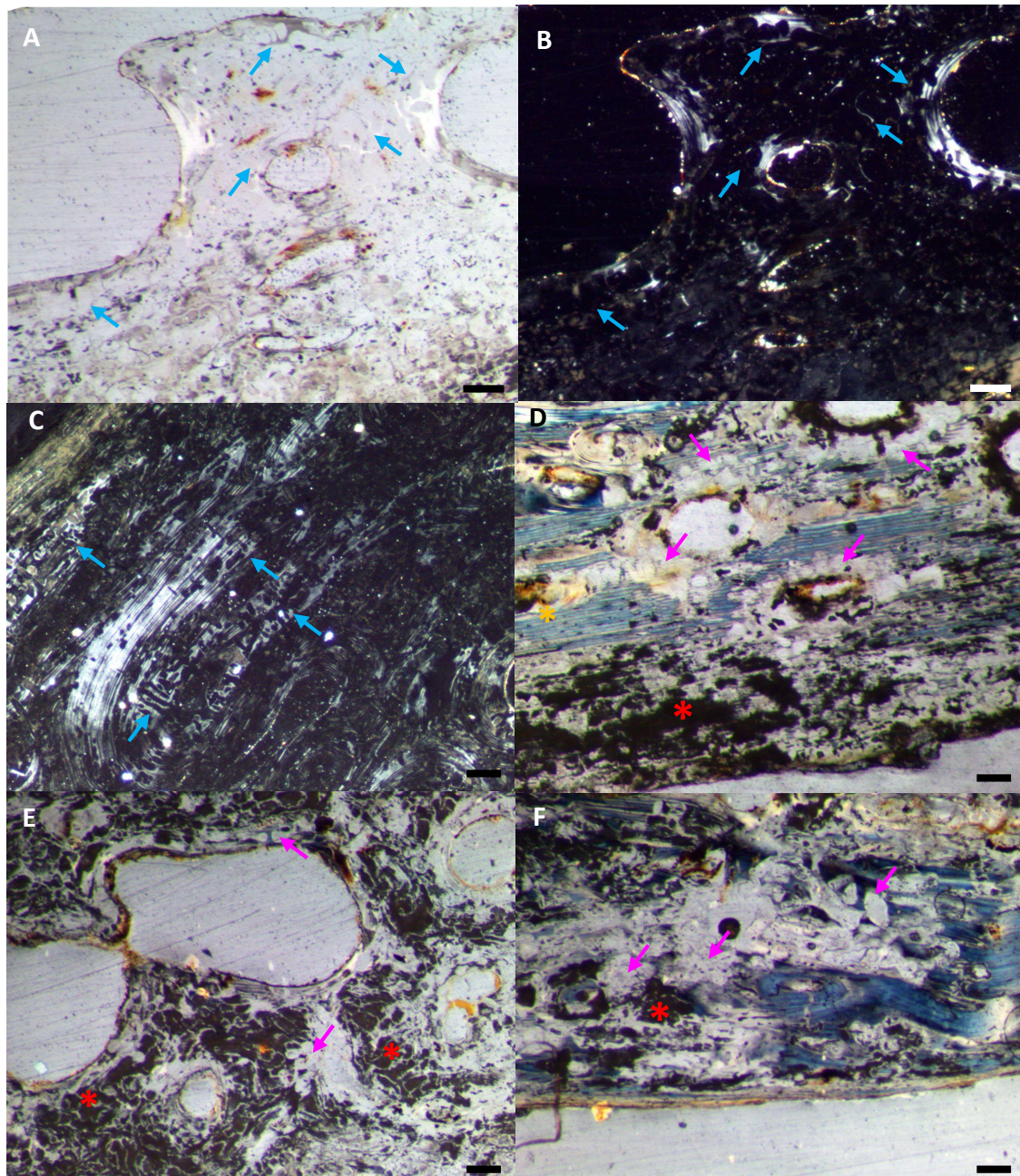


Figura 4.14. Bioerosiones en las secciones histológicas de la colección de San Nicolás (SN) (flechas verdes). A) Detalle de la diploe de hueso frontal del infantil SN102 (LP con $\frac{1}{4} \lambda$) donde se observan *MFD* muy extensas y áreas muy aisladas en las que se identifica tejido. B) Mismo caso que A, observado en LP. C) Detalle de la tabla externa frontal del juvenil SN248.1. Se observan túneles y *MFD* de diverso grado de extensión. D) Detalle de la tabla interna del frontal del adolescente SN299. La bioerosión forma agregados sobre las osteonas secundarias. Se identifica materia negra asociada a las *MFD*, señalado por el asterisco de color rojo. E) Área de la diploe del hueso frontal del adulto joven SN136 con bioerosión que afecta a toda la sección y con material de color marrón asociado. F). Tabla interna del frontal del mismo individuo que en la imagen E, con bioerosión presente en osteonas secundarias (*SO*) y en el tejido lamelar, con presencia de materia oscura asociada. Las escalas, barras negras y blanca, representan 100 μm .

- **Posibles inclusiones, infiltraciones y destrucciones generalizadas**

En los individuos de SN se identificó la presencia de posibles inclusiones en nueve de los 12 individuos. Estas inclusiones presentaban color rojizo o anaranjado, frecuentemente de morfología esférica, localizadas en los canales vasculares –de osteonas y espacios de reabsorción (asteriscos de color amarillos en la Fig. 4.15)–.

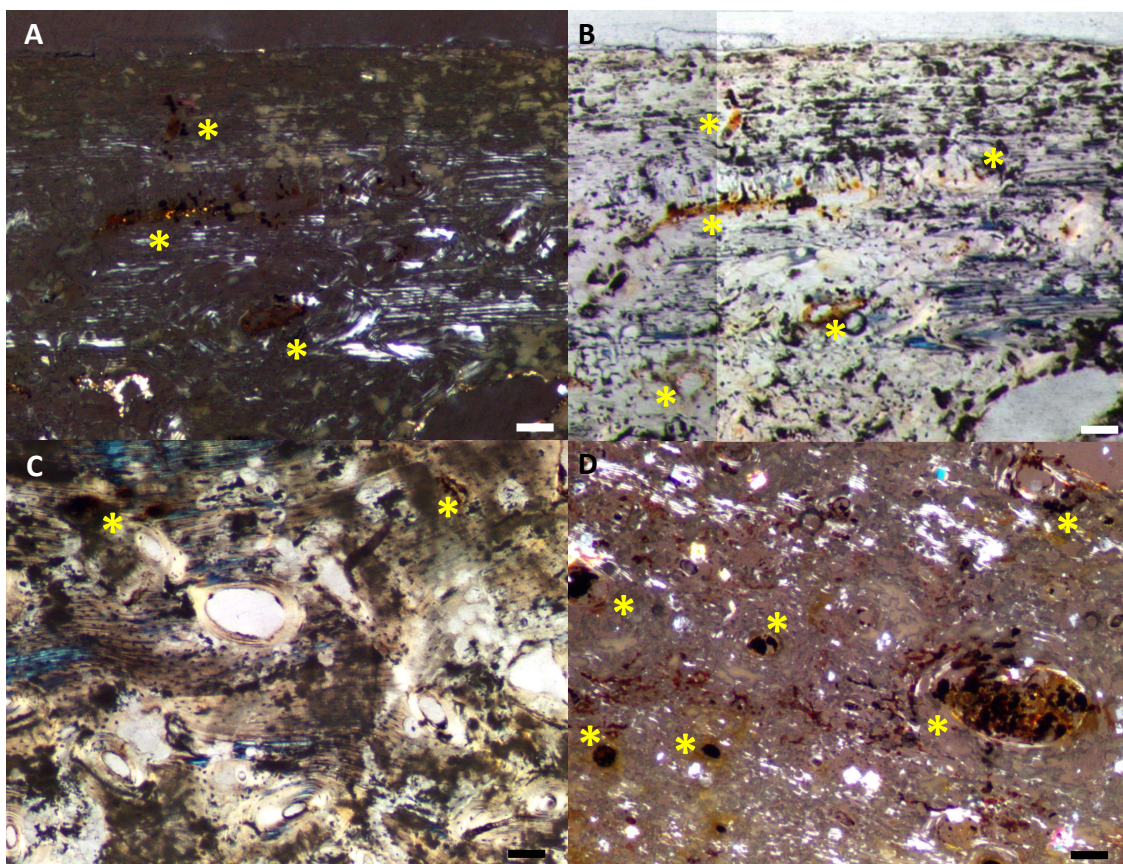


Figura 4.15. Posibles inclusiones de color rojizo en los canales vasculares de las secciones histológicas de San Nicolás (SN) (asteriscos en color amarillo) observados en luz polarizada (LP). A) Lámina externa del frontal del adolescente SN299 con material incluido en osteonas secundarias y posible tinción anaranjada de la matriz. B) Mismo caso que en A, observado en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. C) Húmero del juvenil SN442 con presencia de material en canales vasculares. D) Húmero del adolescente SN371 con gran presencia de materia en osteonas secundarias y tinción rojiza y anaranjada de la matriz. Las escalas, barras blancas y negras, representan 100 μm .

En las secciones histológicas se observó la presencia de material sobre la matriz de coloración marrón o anaranjado dependiendo de la observación en LP y el uso de láminas compensadoras ($\frac{1}{4} \lambda$) (Fig. 4.16).

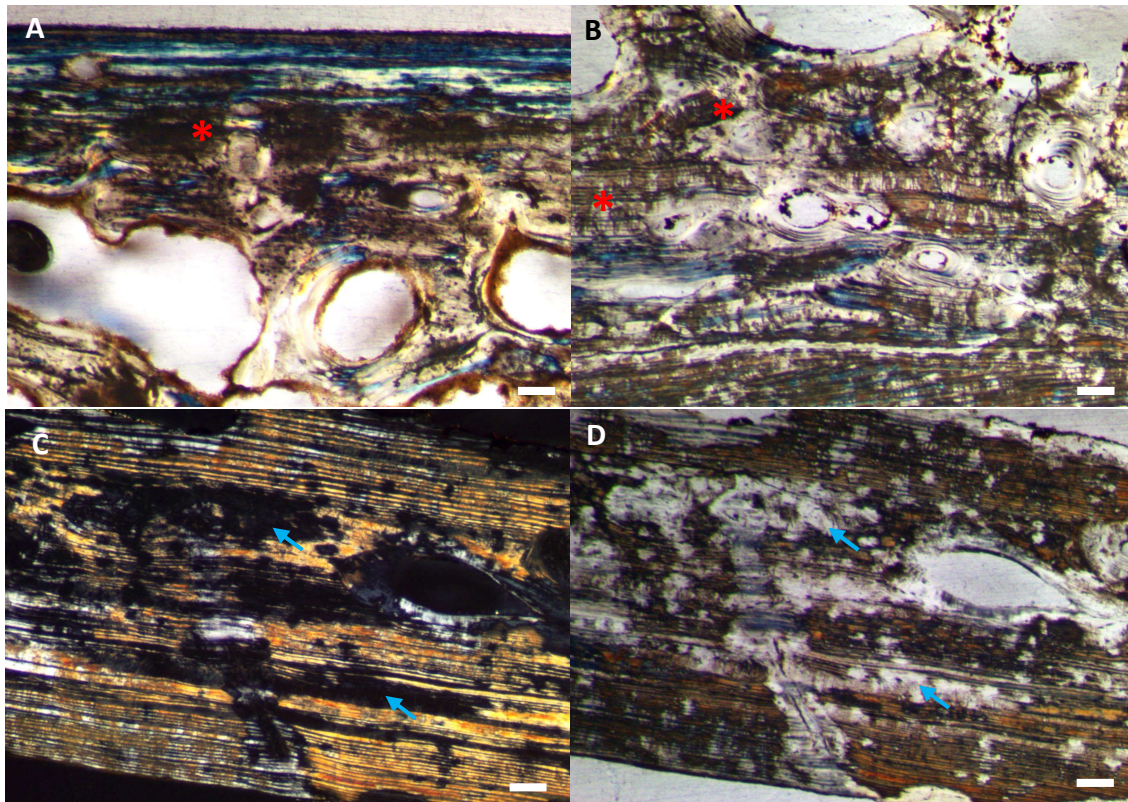


Figura 4.16. Detalles histológicos de huesos del cráneo de la colección de San Nicolás (SN) observados en LP. A) Lámina externa del frontal del infantil SN615 que no presenta bioerosiones. Se identifican áreas de material opaco que podrían estar asociados a inclusiones en las estructuras osteocíticas (señalado con asteriscos de color rojo). Imagen observada en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. B) Frontal del juvenil SN442 que no presenta *MFD*. Canaliculos de osteocitos con material incluido (asteriscos de color rojo) y tinción de color marrón de la matriz. Imagen observada en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. C) Parietal del juvenil SN442, única región de la sección con alteraciones que pueden corresponderse con *MFD* tipo *foci* (señalado con flechas azules). La matriz presenta cambios de coloración anaranjado. D) Misma imagen que en C, observada en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. Las escalas, barras blancas, representan 100 μm .

Se identificaron cambios de coloración de la matriz del tejido en forma de coloraciones rojizas o anaranjadas (Fig. 4.16B-D). Además, se observó material sobre la matriz en áreas bioerosionadas (Fig. 4.14D-F) que podrían corresponder a un producto secundario de la biomasa microbiana o a material húmico.

• Índice histológico *OHI*

La extensión de la bioerosión en la matriz de tejido óseo se cuantificó mediante el índice histológico de Oxford (*OHI*) (Fig. 4.17). En todos los individuos de SN se identificó la presencia de *MFD* en alguna de sus secciones histológicas (Tabla 4.2). Los resultados obtenidos muestran que todas las categorías de bioerosión fueron asignadas si se considera el total de huesos en conjunto ($n = 48$). En un 8 % de las secciones histológicas ($n = 4$) no se identificó una evidente presencia de túneles o foci por

lo que fue asignado un valor $OHI = 5$ que corresponden a los huesos frontal y parietal de dos de los individuos, el infantil SN615 y del juvenil SN442 (véanse datos señalados en color verde en la Tabla 4.2). En el resto de las muestras se identificó una notable bioerosión, correspondiendo más del 70 % a las categorías 0, 1 y 2 del OHI , en la cuales menos del 50 % de sus características microestructurales se ha preservado (Fig. 4.17A).

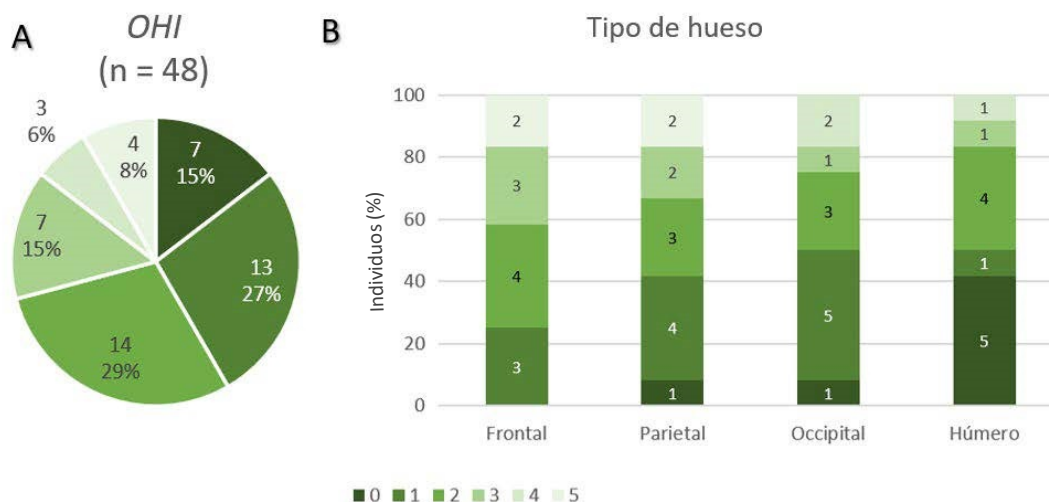


Figura 4.17. Valores del índice histológico de Oxford (OHI) para los individuos de San Nicolás (SN) ($n = 12$). A) OHI para el conjunto de huesos ($n = 48$) se indica el número (n) y el porcentaje (%) de cada rango. B) Resultados del OHI agrupados según el tipo de hueso –frontal, parietal, occipital y húmero–. Categorías del OHI según Millard (2001). Los valores obtenidos del OHI varían del grado 0 al 5 –0 (<5 % de hueso intacto); 1 (<15 %); 2 (<50 %); 3 (>50 %); 4 (>85 %); 5 (>85 %)–.

Del análisis de los valores del OHI según el tipo de hueso se obtuvo que un 42 % de las secciones histológicas de húmero ($n = 5$) presentaron menos de un 5 % de tejido preservado ($OHI = 0$). En las secciones histológicas de hueso occipital, en un 75 % de individuos se presentó menos del 50 % (grado 2 e inferiores) de la matriz ósea y en un 50 % se ha preservó menos de un 85 % de tejido intacto (grados 0 y 1). En el parietal de un 67 % de individuos se preservó menos del 50 % de hueso intacto (grado 2), 42 % los cuales presentaban grados 0 y 1. Para dos individuos (17 %) no se observó biodegradación en el parietal (grado 5). El frontal fue el hueso menos inalterado su matriz de tejido por MFD , en un 42 % de los individuos se preservó más de un 85 % de su tejido (categorías 4 y 5 del OHI) y en dos de ellos (17 %) no se han observó alteraciones por MFD . Además, en el hueso frontal no se registró el valor de mayor biodegradación del tejido (grado 0).

• Índice general histológico *GHI*

De la aplicación del índice general histológico (*GHI*) de Hollund *et al.* (2012) se obtuvo que los valores del índice reflejan grados más bajos de preservación –o un mayor cambio histotafonómico– respecto al observado en el anterior *OHI*. Las muestras se distribuyeron casi de manera equitativa entre el grado 0 (<5 % de tejido preservado) al grado 3 (85 – 50 % de hueso preservado), no estando representados los grados 4 y 5 (Fig. 4.18A).

Con respecto a los grados obtenidos del *GHI* y considerando el tipo de hueso (Fig. 4.18B) se observó que los húmeros eran los huesos peor preservados. Un 75 % de los húmeros preservaron un 85 % de su matriz de tejido alterada (categorías 1 y 0 del *GHI*) y en 42 % (n = 5) presentaron menos del 5 % de su microanatomía intacta (*GHI* = 0).

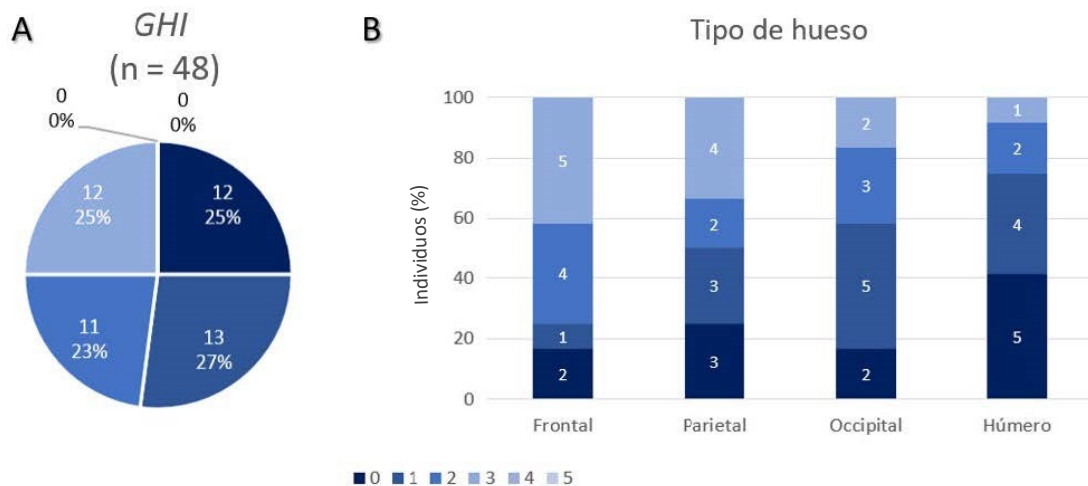


Figura 4.18. Distribución de los valores del índice general histológico (*GHI*) para los individuos de San Nicolás (SN) (n = 12). A) *GHI* en el conjunto de huesos (n = 48). B) Valores del *GHI* agrupados según el tipo de hueso (frontal, parietal, occipital y húmero). Rangos del *GHI* según Hollund *et al.* (2012). Los valores obtenidos *GHI* varían entre el grado 0 al 3. –0 (<5 % de hueso intacto); 1 (<15 %); 2 (<50 %); 3 (>50 %); 4 (>85 %); 5 (>85 %)–.

Se obtuvo una mejor preservación en sentido anteroposterior en los resultados de la micropreservación de los huesos del cráneo en conjunto. El hueso peor preservado microscópicamente fue el occipital ya que en diez individuos se preservó menos del 50 % de su microestructura, seis de ellos presentando menos del 85 % de tejido identificable en la matriz. En el hueso parietal, ocho individuos preservaron menos de la mitad de su matriz inalterada, en tres de los cuales fue asignado el grado 0 (< 5 % de tejido intacto). Por último, el frontal resultó mejor preservado, con cinco individuos con una matriz preservada entre un 50 - 85 % (*OHI* = 3) y solo tres individuos con grados 0 y 1.

4.1.3. Estudio de la preservación en la colección osteológica del dolmen del Portillo de las Cortes

Los resultados de las observaciones relativas a las preservación macroscópica y microscópica en los restos óseos de la colección del dolmen del Portillo de las Cortes están incluidos en la Tabla 4.4.

Tabla 4.4. Datos de la preservación macroscópica y microscópica de los huesos analizados de la colección del dolmen del Portillo de las Cortes. Estado de alteración tafonómica (EAT) según (Rascón Pérez *et al.*, 2011); grado de completitud (D'Angelo del Campo *et al.*, 2017); índice cualitativo de hueso (QBI) (Bello *et al.*, 2006); presencia de microfisuras (MF) e intensidad de la birrefringencia (BR) (Jans, 2005); índice histológico de Oxford (OHI) (Hedges *et al.*, 1995; Millard, 2001) e índice general histológico (GHI) (Hollund *et al.*, 2012). Macroscópicamente, se consideraron los huesos por lado, izquierdo (i) y derecho (d).

		Macropreservación								Micropreservación			
Inventario	Hueso	EAT	Grado de completitud		QBI				Muestra	OHI	GHI	MF	BR
					Lado (i)		Lado (d)						
			Lado (i)	Lado (d)	LE	LI	LE	LI					
MC2295	Frontal	8	1	1	5	5	5	5					
MC2296	Parietal		2	4	5	5	.	.	D3	2	1	no	0

4.1.3.1. Análisis macroscópico de los huesos del dolmen del Portillo de las Cortes

- **Estado de alteración tafonómica**

En el análisis macroscópico del hueso frontal (MC2295) y parietal izquierdo (MC2296) del dolmen del Portillo de las Cortes –únicos huesos recuperados del yacimiento– los restos fueron clasificados como escasos restos y se les asignó una categoría 8 del estado de alteración tafonómica (EAT) según Rascón Pérez *et al.* (2011) (datos remarcados en color rojo en la Tabla 4.4). De la evaluación de la calidad de los huesos siguiendo el método EAT, los huesos se encontraban parcialmente completos, con alteraciones en forma de erosiones superficiales más notables en la superficie ectocraneal.

- **Grado de completitud**

El frontal se encontraba preservado casi completo (grado 1, según D'Angelo del Campo *et al.*, 2017), mientras que el parietal izquierdo, se le asignó grado 2, es decir, entre un 25 – 75 % de completitud.

4.1.3.2. Análisis microscópico del hueso parietal del dolmen del Portillo de las Cortes

La sección histológica del parietal (MC2296) de la colección del dolmen del Portillo presentó una extensa alteración histotafonómica. Las observaciones microscópicas reflejaron que la sección presentaba una destrucción generalizada de la matriz como puede verse en la Fig. 4.19.

- **Microfisuras**

En la sección del hueso parietal no se observaron microfisuras.

- **Birrefringencia**

Se apreció una notable reducción y ausencia de birrefringencia (grado 0) en la observación de la sección histológica del hueso parietal al microscopio de LP. En algunas zonas de la cortical media hacia la diploe se observaron regiones aisladas de tejido con birrefringencia reminiscente en las que se apreciaba la estructura lamelar y que confieren a la matriz una apariencia de «tejido fantasma» (Fig. 4.19F).

- **Posibles inclusiones e infiltraciones**

A falta de corroborar los resultados con análisis químicos, en la sección histológica del parietal MC2296 se identificaron posibles inclusiones minerales, que rellenaban los canales vasculares y cavidades. Se pudo distinguir la naturaleza cristalina observados en luz polarizada y otros restos granulares que podrían corresponder a material exógeno (Fig. 4.19A-B, E, señalado con flechas de color rosa). En la matriz se observó también infiltraciones opacas (asteriscos rojos en la Fig. 4.19) que en LP aparecen con coloración ocre amarillento (Fig. 4.23F) o de marrón oscuro y negra en LP con $\frac{1}{4} \lambda$ (Fig.4.19E). También se observaron infiltraciones aisladas de color ocre en la matriz (asteriscos amarillos, Fig. 4.19C-D).

- **Destrucciones focales microscópicas**

Es precisamente en estas zonas con birrefringencia en las que fue posible identificar además la presencia de *MFD* en la matriz de tejido óseo (flechas verdes Fig. 4.19). En la sección histológica del parietal MC2296 se observaron grandes áreas de bioerosiones coalescentes en las que no se distinguía la tipología de tejido.

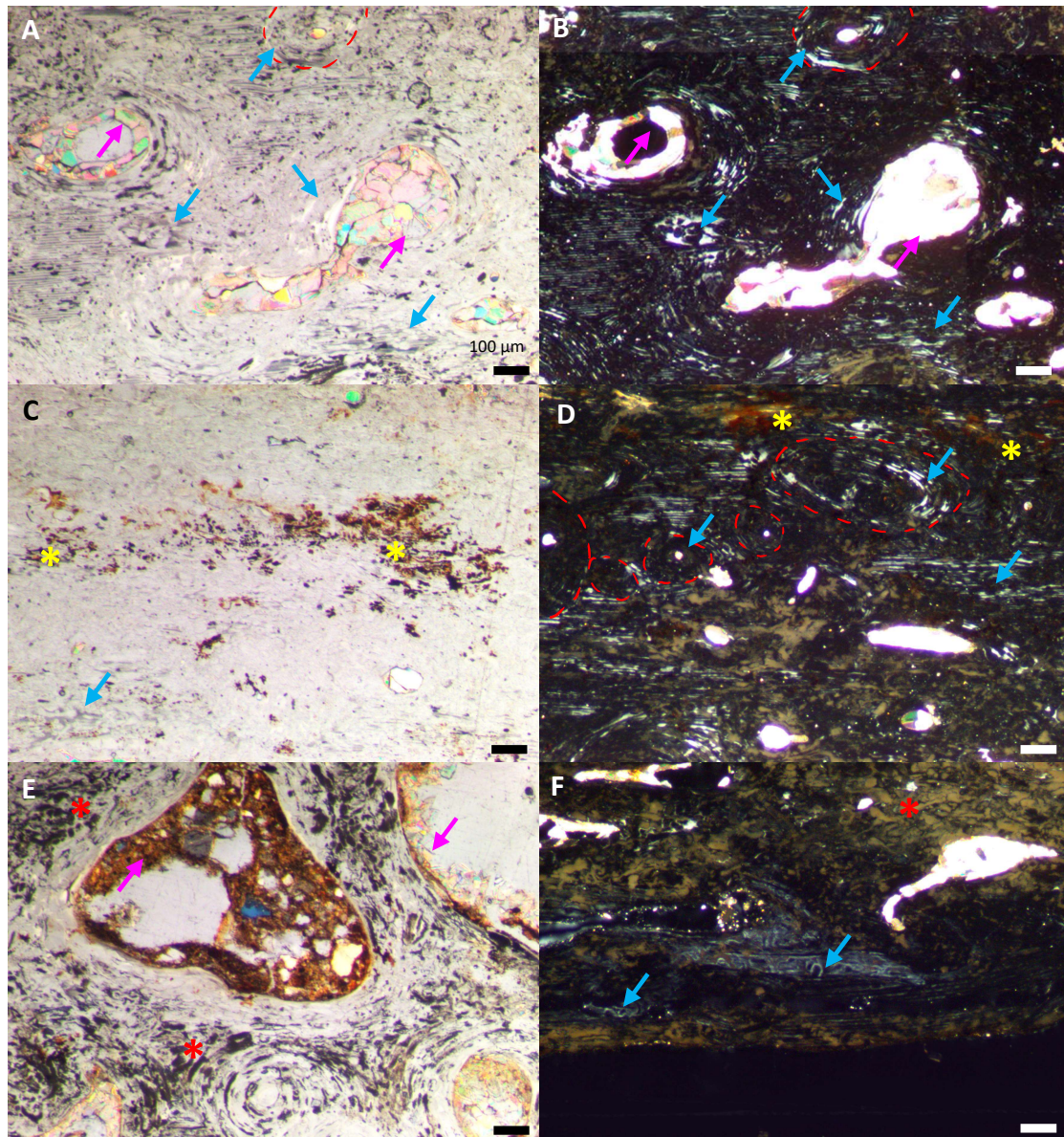


Figura 4.19. Alteraciones histotafonómicas observadas en el parietal MC2296 en luz polarizada (LP) y en LP con $\frac{1}{4} \lambda$ en A, C y E. Las flechas de color azul señalan destrucciones microscópicas focales (MFD). A) Región cortical externa en la que se aprecian áreas aisladas de hueso lamelar (LAM). La presencia de material cristalino incluido en las cavidades y los canales vasculares (flechas de color rosa) y presencia de MFD. B) Misma área que A observada en LP. C) Cortical externa con destrucción generalizada de la matriz. Se observan posibles infiltraciones o tinciones en la matriz anaranjadas (asteriscos de color amarillo). D) Región ectocraneal con posibles infiltraciones de color rojizo (asteriscos amarillos) las osteonas secundarias (SO) se han remarcado en color rojo. Se observan MFD en forma de *foci* (flechas azules). E) Región de la diploe. Se observan inclusiones en las cavidades diploicas, con presencia de material granular y cristalino. En la matriz del tejido se observan material opaco (asteriscos de color rojo). F) Región endocraneal. Se observa posible material infiltrado de color ocre amarillento en la matriz sobre el tejido. Se observan áreas de tejido con pérdida de birrefringencia en las que se distingue el contorno hipermineralizado de las MFD (flechas azules). Las escalas, barras negras y blancas, representan 100 μ m.

En la matriz del tejido correspondiente a osteonas secundarias (remarcado su límite en color rojo en las Fig. 4.19A-B, D) se identificaron agregados de MFD en forma de puntos que podrían corresponder al tipo lineal longitudinal. En áreas más extensas se

observaron punteados y formas más extensas entre las lamelas del tejido, delimitadas por un contorno hipermineralizado (Fig. 4.19F, señalado con flechas azules) que podrían corresponder al tipo *MFD* lamelar. No se identificó la presencia de alteraciones tipo «Wedl».

- **Índices histológicos**

De la aplicación del índice histológico de Oxford (*OHI*) (Hedges *et al.*, 1995) a la sección histológica del parietal MC2296 se le asignó el grado $OHI = 2$ según la clasificación de Millard (2001), es decir, su matriz presentaba menos del 50 % del tejido sin bioerosiones. Respecto al índice general histológico (*GHI*) propuesto por Hollund *et al.* (2012) a la sección histológica del parietal le correspondió un grado inferior respecto al *OHI*, con menos de un 5 % de matriz intacta ($GHI = 0$).

4.2. Discusión

4.2.1. Influencia del contexto arqueológico en la preservación

Los resultados obtenidos de las observaciones macro y microscópicas han permitido caracterizar y comparar la preservación de las diferentes colecciones. En la Tabla 4.5 se puede observar el resumen general de los datos obtenidos de la aplicación de cada método en la que se ilustra, mediante diferentes colores, la estimación del estado de preservación general de cada colección, inspirado en el gradiente de colores de la representación del método del estado de alteración tafonómica –EAT– propuesto por Rascón Pérez *et al.* (2011). En este caso, el color verde representaría un estado de preservación óptimo, el color amarillo una preservación intermedia y en color rojo una mala preservación de los restos óseos.

Tabla 4.5. Sumario de la preservación general macro y microscópica de los restos óseos procedentes de las colecciones de Almansa (AL), San Nicolás (SN) y del Portillo de las Cortes. El código de color ilustra los grados de preservación: en color verde preservación óptima, en color amarillo preservación intermedia y en color rojo mal preservados. Ha sido aplicado a los siguientes métodos: del estado de alteración tafonómica –EAT– según Rascón Pérez *et al.* (2011); del grado de completitud según D’Angelo del Campo *et al.* (2017); de la intensidad de la birrefringencia basada en los grados de Jans (2005); a la presencia de destrucciones focales microscópicas –MFD– según las descripciones de Hackett (1981) y de acuerdo con el índice general histológico –GHI– (Hollund *et al.*, 2012).

Preservación		Almansa	San Nicolás	Portillo de las Cortes
Macro	EAT	●	●	●
	Grado de completitud	●	●	●
Micro	Microfisuras	●	●	●
	Birrefringencia	●	●	●
	MFD	●	●	●
	GHI	●	●	●

Cabe recordar que en la presente tesis las muestras de hueso proceden de tres colecciones de la península ibérica de diferentes contextos, ya que el tipo de inhumación y el ambiente en el que fueron depositados pueden condicionar el cambio o la degradación diferencial de los huesos (Garland, 1988). Por un lado, dos son de origen medieval, si bien se diferencian en la práctica cultural asociada al modo de enterramiento. La

colección de Almansa (AL), cuya cronología se establece entre los s. XII-XVIII procede un osario cuya formación se asocia a las mondas eclesiásticas, mientras que en la colección de San Nicolás (SN) los restos óseos proceden de un cementerio hispanomusulmán en uso durante los s. XI-XIII. Por otro lado, los restos craneales asociados al dolmen neolítico del Portillo de las Cortes eran de una antigüedad estimada de 5 000 años AP y se trataban de los primeros restos óseos conocidos asociados al megalito (véanse más detalles de los yacimientos en el capítulo 3, apartado 3.1).

En primer lugar, de la colección AL cabe destacar la buena correspondencia de la preservación macro y microscópica general observada en los huesos del neurocráneo analizados. A los cráneos de esta colección, ya que no presentaban conexión anatómica con otras unidades esqueléticas, se les asignó categorías 7 y 8 del índice EAT a nivel individual –en rojo en la Tabla 4.5–. Sin embargo, el análisis macroscópico de la estimación del grado de completitud de los huesos reflejó que los huesos de los cráneos de AL se encontraban preservados de manera muy completa –asignándoles el color verde de preservación óptima en la Tabla 4.5–. En 19 de las 21 observaciones realizadas se encontró preservado más del 75 % de cada hueso –grado 1– (datos individuales recogidos en la Tabla 4.1). Microscópicamente, en las secciones histológicas de AL se observó una intensidad de birrefringencia óptima –un 90 % presentó la categoría 1 de la intensidad según Jans (2005)–. A su vez, un 77 % de las muestras se preservaron con más del 85 % de la matriz ósea intacta –determinado por las categorías del *GHI* 4 y 5, según Hollund *et al.* (2012)– lo que permitió identificar las características microanatómicas de los huesos (véase en el apartado 5.1.1 del capítulo 5). En la microestructura de los huesos de AL fue notable la presencia de microfisuras en más del 60 % de muestras analizadas y, además, no se observó la presencia de bioerosiones de acuerdo con las descripciones de Hackett (1981), tanto en los huesos del neurocráneo incluidos en esta tesis como en estudios histológicos realizados en otros huesos (Nacarino-Meneses, *et al.*, 2012; Cambra-Moo *et al.*, 2012, 2014; García-Martínez *et al.*, 2017). La ausencia de *MFD* en huesos enterrados en ataúdes, que aíslan temporalmente el cuerpo de la tierra como los descritos por Bell *et al.* (1996), podría indicar que el contacto de los restos con la tierra es un factor determinante para el desarrollo de la bioerosión en ambientes terrestres, aunque determinadas condiciones ambientales también pueden suprimir la proliferación de *MFD* ya que la actividad de microorganismos dependerá de factores externos como la temperatura y humedad del medio (Dal Sasso *et al.*, 2014; Turner-Walker, 2019). En el

caso de la alteración microbiológica su magnitud se ve reducida en climas fríos y en entornos con una exposición de humedad elevada (Grupe y Harbeck, 2015), aunque los osarios y criptas también podrían favorecer la destrucción de los huesos en condiciones de fluctuaciones climáticas o de humedad permitiendo la supervivencia de microorganismos como hongos (Garland, *et al.*, 1988).

Los análisis macro y microscópicos realizados a partir de los restos de la colección de San Nicolás (SN) y del parietal del Portillo de las Cortes revelaron que el estado de preservación macroscópico general de los huesos no se correspondía con el estado de preservación de las secciones histológicas analizadas. El análisis del estado de alteración tafonómica realizado a partir de los esqueletos completos de los 12 individuos seleccionados de SN permitió determinar una preservación óptima (EAT tipo 2) en un 58% de individuos (asignándose el color verde en la Tabla 4.5) y un estado de preservación intermedio (EAT tipo 3 y 5) para el resto. Sin embargo, a nivel microscópico las secciones histológicas de los restos óseos se caracterizaron por una mala preservación microanatómica determinada por los índices histológicos *OHI* (Hedges *et al.*, 1995) y *GHI* (Hollund *et al.*, 2012), principalmente por la extensa presencia de bioerosiones o destrucciones focales microscópicas –*MFD*– presentes en un 92 % de las secciones histológicas de SN (representado en color rojo en la Tabla 4.5).

La sección histológica del parietal del Portillo de las Cortes también presentó un estado de preservación microscópico malo con ausencia de birrefringencia en la que se identificaron *MFD* y en la que se había preservado menos del 95 % de la matriz sin alteraciones –categoría 0 del *GHI*–. El estudio de restos óseos prehistóricos que fueron excavadas a principios del siglo XX, como es el caso del hueso proveniente del dolmen del Portillo de las Cortes u otros casos excavados con anterioridad en el siglo XIX (Hollund *et al.*, 2018), puede suponer no disponer de información arqueológica concreta referente a la ubicación y posición de los huesos y esqueletos en el yacimiento. Por tanto, la interpretación de las prácticas mortuorias en tumbas megalíticas se complica en estas circunstancias. Aun con ello, Hollund *et al.* (2018) ponen en valor la gran utilidad que los análisis histológicos pueden tener en la reconstrucción de las historias *post mortem*, con la identificación de variaciones no discernibles macroscópicamente que pueden contribuir a la interpretación de los ritos funerarios, con posibles movimientos de los restos desde un enterramiento primario a otro depósito o reflejar eventos tafonómicos temporales que generen microambientes y que hayan podido acontecer en las tumbas de manera diferente.

Cuando el estudio microscópico revela una mala preservación, la histología va a aportar escasos datos relativos a la microanatomía y la posible contextualización del cambio histomorfológico al avanzar la edad o aspectos referentes a la vida o de la salud de los individuos. Estos casos de microalteración, en los que las estructuras del tejido han adquirido apariencia de «histología fantasma» nos reportan, sin embargo, una importante información relativa a los procesos tafonómicos y su relación con la microarquitectura del hueso y la porción mineral y orgánica que lo componen (Turner-Walker y Mays, 2007). Como han indicado otros autores, una buena preservación macroscópica de los restos óseos no será necesariamente un indicativo de la integridad microestructural del tejido óseo, o de su antigüedad (Stout, 1978; Piepenbrink, 1986; Hanson y Buikstra, 1987; Garland, 1989, 1993; Hedges *et al.*, 1995; Hedges, 2002; Jans *et al.*, 2004; Kontopoulos *et al.*, 2016).

4.2.2. Influencia de la variación interindividual en la preservación

El análisis de los resultados del estado de preservación macro y microscópico obtenidos entre los individuos que componen esta tesis sugieren una amplia variación en los grados de preservación que parece no estar relacionado con la edad de muerte de los individuos. Como ejemplo de ello, se puede señalar que los huesos perinatales de AL microscópicamente no presentaban microfisuras y en todas las secciones histológicas se observó una intensidad óptima de birrefringencia (véanse los datos individuales en la Tabla 4.1). A su vez, en cuatro huesos analizados de SN se observó que uno de los individuos más jóvenes, el infantil SN615 (de $1,5 \pm 0,5$ años), presentó los mejores valores de micropreservación, con categorías grado 3 de *GHI* para todos sus huesos –con una matriz preservada en hasta un 85 %– y con ausencia de *MFD* en dos de sus huesos del cráneo. Además, tanto el individuo SN174 (de 4 ± 1 año) –con *GHI* = 0 y más del 95 % de la matriz del tejido óseo con alteraciones– y el individuo SN615 presentaron una categoría de EAT, tipo 3. De acuerdo con lo que indicaba Jans *et al.* (2002), los grados de alteración microscópica pueden ser muy variables entre los individuos de una misma serie arqueológica, incluso cuando muestran una preservación macroscópica similar.

A su vez, los resultados referentes a la presencia de microfisuras, estuvieron en sincronía con los resultados macroscópicos para los huesos de SN. Solo el 35 % de secciones histológicas presentó microagrietamientos –las grandes fisuras en la sección del tejido óseo no fueron consideradas (véanse más detalles referentes a las microfisuras

en capítulo 3, apartado 3.5.2)– de las cuales el occipital fue el hueso en el que se observó mayor presencia –considerando que no se realizó la cuantificación de estas–. El parietal resultó ser el hueso en el que menor presencia se detectó, seguido por el húmero. La presencia de microfisuras también son indicadores de cambios físicos en la microestructura del tejido durante la descomposición de los restos y la disminución de la porción orgánica de la matriz (Piepenbrink, 1986; Piepenbrink, 1989; Pfretzschner, 2004).

Los huesos de SN resultaron en general muy alterados histotafonómicamente por destrucciones focales microscópicas (*MFD*) posiblemente de origen bacteriano según los patrones de bioerosión descritos en la literatura (Hackett, 1981; Garland *et al.*, 1988; Garland, 1989; Jans *et al.*, 2002; Booth, 2017). Únicamente en cuatro secciones de huesos frontal y parietal que pertenecientes a dos individuos no presentaron *MFD*, el infantil SN615 y el juvenil SN442. El hueso más alterado por *MFD* resultó ser el húmero –5 de los 12 individuos presentaron *OHI* tipo 0–, hueso en el cual se observó también una mayor reducción de birrefringencia, así como la presencia de otras alteraciones en conjunto, reflejadas en el valor del *GHI*.

No hay que olvidar que las secciones histológicas de los húmeros estudiados correspondieron todos al lado izquierdo –que como se ha indicado anteriormente resultaron ser el lado preservado más incompleto según los resultados del grado de completitud–. Asimismo, la localización y lateralidad de las muestras del cráneo dependió de la preservación macroscópica, que limitó las opciones de selección. Estos resultados parecen ser opuestos a los descritos por otros autores a nivel microscópico, basados en la asunción de que los huesos que están formados en gran proporción por tejido esponjoso o por diploe, como sería el caso de las costillas o huesos craneales, tienden a ser más propensos a la bioerosión producida por microorganismos respecto a otros huesos que están formados mayoritariamente por hueso compacto (Hanson y Buikstra, 1987; Jans *et al.*, 2004; Dal Sasso *et al.*, 2014; White y Booth, 2014; Booth y Madgwick, 2016; Booth, 2017; Lemmers *et al.*, 2020). Diversos autores han indicado que las alteraciones microscópicas varían entre las distintas unidades esqueléticas de un mismo individuo, así como en un mismo hueso, derivado de los diferentes aspectos intrínsecos que caracterizan cada tipo hueso, como su tamaño, porosidad o tejido mineral (Hanson y Buikstra, 1987; Manifold, 2012, 2013), y en ocasiones reflejan resultados contradictorios (Booth, 2017). Para comparar la preservación de huesos del cráneo respecto a húmeros, es posible que

haya que considerar no solo la organización del tejido esponjoso, sino otras características microanatómicas, como la cantidad de canales vasculares y osteonas secundarias (SO), el papel de la cavidad medular en los huesos largos, así como la relación entre el volumen del hueso, su espesor cortical y los valores de vascularización. La proporción del área mineral –MA– y de la vascularización –VASC– es diferente en ambos tipos de hueso –largos y planos–. Preliminarmente se observó que el porcentaje de MA era mayor en los huesos parietales respecto al obtenido en los húmeros de SN (García-Gil *et al.*, 2018), cuyos resultados de compartimentalización se analizarán extensamente en el capítulo 6.

4.2.3. Influencia de la variación intraindividual en la preservación

La evaluación de la preservación de diferentes huesos del cráneo de un mismo individuo, así como su comparación con otras unidades esqueléticas, es decir, los húmeros de SN, permitió identificar diferentes patrones de preservación macro y microscópica. Los resultados de la completitud de los huesos seleccionados –frontal, parietales, occipital y húmeros– reflejaron que el lado derecho estaba preservado más completo de manera general en los cuatro huesos analizados. De esta forma, un 52 % del total de huesos del lado derecho (n = 48) habían preservado más del 75 % de hueso –grado 1 de completitud–, mientras que en el lado izquierdo tan solo un 31 % de los huesos se habían preservado con este grado de completitud. Estas observaciones sugieren un patrón de macropreservación relacionado con las prácticas culturales musulmanas por las cuales los cuerpos fueron depositados en una posición concreta en el enterramiento –decúbito lateral derecho–. Si bien el tamaño muestral de individuos incluidos en esta tesis no es grande, las observaciones obtenidas concuerdan con las realizadas en otros estudios previos realizados a partir de restos óseos de la colección de SN, en los que se observó un mayor número de elementos esqueléticos preservados del lado derecho, que incluyen el estudio de dientes (Brandi Fernández, 1992), huesos largos en adultos (Robles Rodríguez, 1997), cintura pelviana (Rascón Pérez, 2003) así como en el estudio de individuos no adultos (González Martín, 1999). Además, las observaciones de esta tesis refuerzan los resultados obtenidos por D’Angelo del Campo *et al.* (2017) en la que se describe una relación estadísticamente significativa entre la preservación (grado de completitud) y el lado de los huesos analizados. Este estudio fue realizado a partir del análisis de los huesos del cráneo de 215 individuos adultos de SN, junto con otros 114 cráneos procedentes de otra colección hispanomusulmana medieval de Ávila (D’Angelo del Campo *et al.*, 2017). Estos resultados se complementan con los obtenidos en esta tesis

sobre el análisis macroscópico de la completitud de los húmeros derechos e izquierdos de los individuos. Al igual que se ha obtenido en esta tesis, en la publicación de D'Angelo del Campo *et al.* (2017) el hueso occipital resultó ser el peor preservado entre los huesos del cráneo considerados. Como se propuso en este artículo, los factores culturales parecen estar directamente relacionados con el patrón de preservación macroscópico de los restos esqueléticos en el caso concreto de la colección de SN que han seguido un rito específico de colocación del cuerpo en el enterramiento, pudiendo relacionar así factores extrínsecos concretos –culturales– con las evidencias descritas a partir de los datos de la completitud y estado de preservación, en el cual los huesos que han estado en contacto con el sustrato de la tumba, el lado derecho, se han encontrado mejor preservados. La colocación del cráneo apoyado sobre el lado derecho, y la utilización de elementos –conformando una «almohada»– para asegurar la posición y evitar posibles movimientos, podrían a su vez estar relacionados con la peor preservación del hueso occipital respecto a los otros huesos del cráneo (D'Angelo del Campo *et al.*, 2017). A su vez, también se ha obtenido que el hueso preservado más completo resultó ser el húmero, seguido del parietal entre los huesos del cráneo. Este resultado coincidiría con el planteamiento que considera que los huesos de organización esponjosa –como los huesos del neurocráneo– serían más susceptibles a presentar alteraciones tafonómicas respecto a otros huesos compactos, como los huesos largos (Henderson, 1987).

Sin embargo, microscópicamente los resultados del estado de preservación difieren de los obtenidos de los análisis macroscópicos. Los grados de preservación obtenidos de los índices histológicos *OHI* (Hedges *et al.*, 1995) y *GHI* (Hollund *et al.*, 2012) reflejaron que en este caso el húmero fue el hueso que peor estado de preservación microscópica presentó. Entre los huesos del neurocráneo, el occipital fue el hueso para el que menores grados de preservación de la matriz se obtuvieron, mientras que el hueso mejor preservado microscópicamente resultó ser el frontal. Por lo tanto, estos resultados difieren, salvo para el hueso occipital, de los resultados de la completitud macroscópica obtenida de los huesos, por lo que se reafirma el planteamiento de que la preservación macro y microscópica puede diferir entre los restos de un mismo yacimiento. Por tanto, el estudio de la microanatomía puede contribuir a mejorar el estudio de la preservación de los restos esqueléticos. La mayor alteración microscópica por *MFD* presente en los húmeros podría relacionarse con la interpretación que establece que la bioerosión puede tener un posible origen a partir de bacterias endógenas (Child, 1995b; Bell *et al.*, 1996;

Jans *et al.*, 2004; Hollund *et al.*, 2012; White y Booth, 2014; Booth, 2017; Brönnimann *et al.*, 2018) y en el caso de los húmeros podría estar reflejando un mayor grado de exposición a la putrefacción (Booth, 2017) ya que este hueso estaría localizado más próximo a la región abdominal del cuerpo respecto a la localización de los huesos del cráneo. Sin embargo, Turner-Walker (2019) ha argumentado que, si bien es plausible la hipótesis del origen endógeno de las bacterias asociadas a la bioerosión, estaríamos ante un hecho que no ha sido probado. En la literatura existe un amplio debate y especulación sobre los microorganismos implicados en los procesos de bioerosión de los huesos, si bien, existe un consenso general en el que se asume que el agente causante de la mayoría de los túneles *-MFD-* en ambientes terrestres son bacterias. El posible origen de las bacterias relacionadas con la degradación tafonómica del tejido óseos puede ser doble. Inicialmente se propuso un origen exógeno de las bacterias que estarían localizadas en el sustrato (Marchiafava *et al.* 1974; Hackett 1981; Piepenbrink 1986, 1989; Hanson y Buikstra 1987; Turner-Walker, 2008; Kontopoulos *et al.*, 2016; Morales *et al.*, 2018; Galligani *et al.*, 2019). Posteriormente, algunos autores han considerado que los microorganismos pueden proceder de la microbiota del aparato digestivo y ser intrínsecas al organismo (Child, 1995b; Bell *et al.*, 1996; Jans *et al.*, 2004; Hollund *et al.*, 2012; White y Booth, 2014; Booth, 2017; Brönnimann *et al.*, 2018). Este supuesto gana especialmente relevancia en la interpretación histotafonómica de restos de individuos neonatos en relación al desarrollo de la microbiota intestinal (White y Booth, 2014), en la explicación de los patrones de preservación diferencial con menor incidencia de bioerosión en individuos de edades próximas al nacimiento (Booth, 2014, 2017), así como en contextos en los que los cuerpos han sido tratados tras la muerte, incorporándose al registro arqueológico en forma de fragmentos de hueso, como p. ej., en el caso de enterramientos secundarios o en restos de animales manipulados (Bell *et al.*, 1996; Jans, 2004; White, 2009; Fernández-Jalvo *et al.*, 2010; White y Booth, 2014).

Sin embargo, independientemente del origen, ambas bacterias dejarán una impronta similar en forma de *MFD* en la matriz accediendo al interior del hueso a partir de los canales vasculares. La identificación de los tipos de *MFD*, según las descripciones de Hackett (1981), ha resultado de gran dificultad en aquellas muestras de esta tesis en las que las bioerosiones aparecieron formando grandes agregados coalescentes. Por tanto, la determinación del tipo de túnel o *foci* a partir de la morfología no fue posible en muchos casos. Jans *et al.* (2004) afirmaban que los túneles tipo lamelares de *MFD* siempre se

observan asociados al tipo *foci* ramificado –*budded*–, lo que podría suponer que el tipo *budded* podría formar agrupaciones de bioerosión más extensas. Hay que considerar que también sería posible que en determinadas condiciones físicoquímicas relativas al sustrato se produzca la hidrólisis de la matriz ósea. Esto puede generar que los túneles adquieran diferentes formas y tamaños, llegando a formar amalgamas (White, 2009) que pueden producir una destrucción generalizada de la matriz. Hollund *et al.* (2018) señalaron, a partir de la comparación de la observación de las muestras utilizando diferentes microscopías, que el material opaco, que en un principio se interpretó como posible subproducto de las bioerosiones –observado en luz transmitida– era identificado como tinciones y no como túneles –observado al microscopio de luz reflejada–. Este tipo de microscopía fue, además, el tipo de microscopía utilizado para Hedges *et al.* (1995) en el artículo en el cual introdujeron el índice histológico *OHI* (Turner-Walker, 2019).

Todos los componentes del hueso, tanto de la matriz orgánica como de la mineral, son susceptibles de experimentar transformaciones químicas o bioerosiones y todos los eventos acontecidos en relación al medio que rodea los huesos durante el enterramiento son relevantes para la preservación –o destrucción– de los restos, así como de los elementos y estructuras que los constituyen (Collins *et al.*, 2002). Por ello, las prácticas culturales relativas a los rito funerarios también pueden ser un factor condicionante en la preservación de los restos esqueléticos (Bello y Andrews, 2006). La necesidad de continuar con investigaciones histológicas en las que se aborde el estudio de la micropreservación es fundamental, considerando diversos yacimientos, antigüedades e incluyendo una muestra de individuos de diversas edades o diferentes tipos de hueso. A su vez, la realización de estudios experimentales en condiciones controladas en el que se consideran diferentes tipos de enterramiento ayudará a la validación de las interpretaciones realizadas a partir de restos de origen arqueológico. Sería muy interesante, asimismo, para la continuación de esta investigación complementar los resultados con análisis químicos y con la caracterización de la composición estructural de los restos óseos, así como de las posibles infiltraciones e inclusiones que puedan ser identificadas en los huesos.



Capítulo 5

HISTOMORFOLOGÍA

Tejidos y vascularización

5. HISTOMORFOLOGÍA: TEJIDOS Y VASCULARIZACIÓN

En el presente capítulo se describen y se discuten los resultados del análisis de la organización y variabilidad histológica de los huesos de seleccionados de procedencia arqueológica en diferentes etapas del desarrollo, desde la edad perinatal al adulto (Objetivo 2).

5.1 Resultados

En la tabla 5.1 se resume la nomenclatura que hace referencia a la descripción histológica –tipologías de tejidos y vascularización integrada en el mismo– siguiendo la propuesta McFarlin *et al.* (2016). En la descripción de los resultados, que se abordará a continuación, se han incluido términos referidos a eventos del modelado en el tejido óseo –debido a la compactación y formación de espacios vasculares en la matriz tejido que generan la conversión del tejido compacto a esponjoso y a la inversa (Enlow 1966b; 1968; Enlow y Hans, 1996)– así como de la orientación de los canales vasculares (según Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). En el texto se utilizarán las abreviaturas referentes al término original propuestos en inglés para evitar posibles errores en la interpretación y denominación de los tejidos óseos.

Las imágenes que aparecen en cada figura representando las secciones histológicas de cada hueso analizado fueron obtenidas tras dibujar en el programa ArcGIS los compartimentos de cada sección histológica (véanse los detalles metodológicos en el apartado 3.4.3, del capítulo 3), resultados que serán analizados en el capítulo 6.

Tabla 5.1. Abreviaturas y término en inglés y español de los tejidos y estructuras utilizados en el texto y figuras.

<i>BGM</i>	<i>Bone growth mark</i>	Marca de crecimiento ósea
<i>ECC</i>	<i>Compacted coarse cancellous bone (endosteal)</i>	Hueso esponjoso grueso compactado (endóstico)
<i>ELAM</i>	<i>Endosteal lamellar bone</i>	Hueso lamelar endóstico
<i>ELP</i>	<i>Endosteal lamellar pocket</i>	Paquete de hueso endóstico
<i>FC</i>	<i>Fine cancellous bone</i>	Hueso esponjoso fino
<i>FLC</i>	<i>Fibro-lamellar complex</i>	Complejo fibrolamelar
<i>LAM</i>	<i>Lamellar bone (periosteal)</i>	Hueso lamelar (perióstico)
<i>PF</i>	<i>Parallel-fibered bone</i>	Hueso de fibras paralelas
<i>PO</i>	<i>Primary osteon</i>	Osteona primaria
<i>RS</i>	<i>Resorption space</i>	Espacio de reabsorción
<i>SME</i>		Sección media externa
<i>SMI</i>		Sección media interna
<i>SO</i>	<i>Secondary osteon</i>	Osteona secundaria
<i>WOV</i>	<i>Woven bone</i>	Hueso entretejido

5.1.1. Histomorfología de los cráneos de la colección del osario de Almansa

Con la perspectiva concreta de comprender la organización y variabilidad histológica de tres huesos del cráneo en grupos de edad diferentes, desde la edad perinatal al adulto (objetivo 2.2), se analizaron distintas secciones histológicas de huesos y de cráneos de la colección de San Nicolás (SN). Estos resultados serán expuestos a continuación.

5.1.1.1. Perinatal: hueso fibroso y organización trabecular

Las tres secciones perinatales analizadas de la colección de SN –un frontal izquierdo (AL20024), un parietal derecho (AL20025) y una escama parcial del occipital (AL20026)– se caracterizaron por presentar una matriz ósea formada por tejido fibroso de aspecto «embrionario». En estas secciones histológicas se identificaron tejidos fibrosos –entretejido (*WOV*) y de fibras paralelas (*PF*)– delimitando trabéculas y diversos espacios no mineralizados o vasculares. La microanatomía del tejido óseo varió de forma de organización entre los diferentes huesos analizados y también en diferentes localizaciones dentro de cada sección histológica desde la región central a los extremos correspondientes a las suturas.

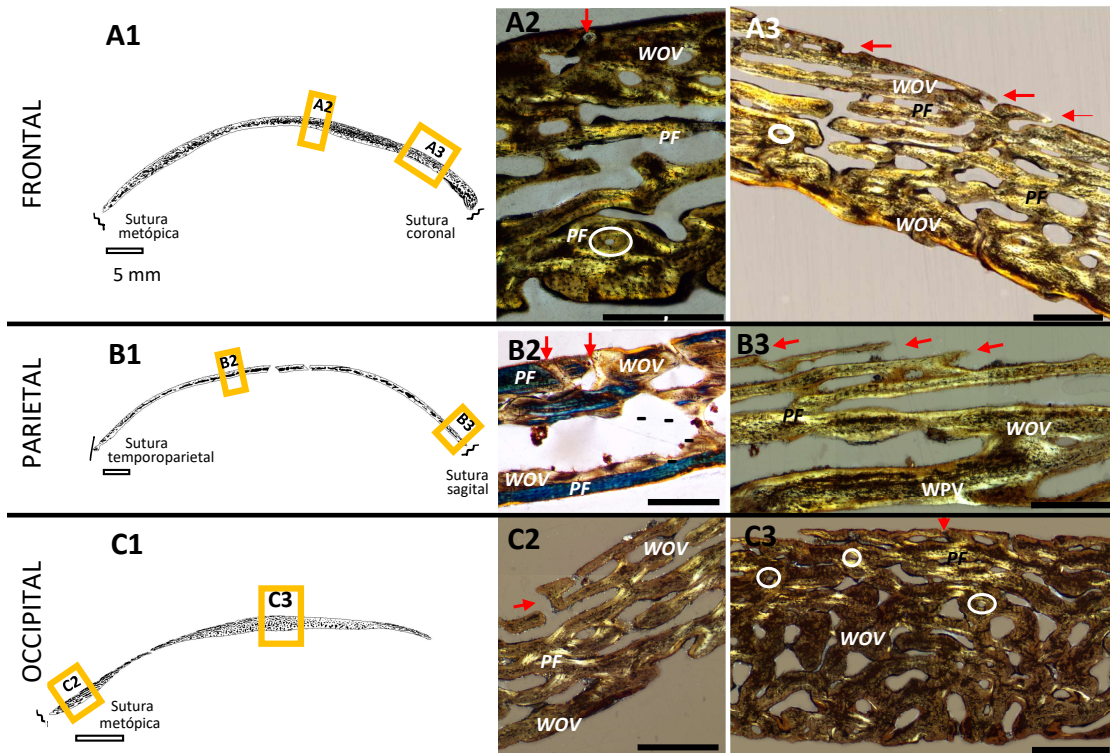


Figura 5.1. Detalles histológicos de los huesos craneales perinatales procedentes de AL formados por tejido esponjoso fino –*fine cancellous bone (FC)*–. Detalles histológicos observados en LP. **A1)** Sección del frontal AL20024. **A2)** Región media del hueso. La matriz fibrosa (*WOV* y *PF*) en la que se observan osteonas primarias (*PO*, círculos blancos). La matriz en la región endocraneal tiene apariencia reticular. **A3)** Detalle de la sección del frontal próxima a la sutura coronal. Se observan trabéculas elongadas constituidas por *WB* y *PF*. **B1)** Sección del parietal AL20025. **B2)** Región media del hueso. El área subperióstica ecto y endocraneal está formada por *PF*. Región interna con grandes cavidades con superficies reabsorbidas (-) y matriz de *WOV* observada en LP con $\frac{1}{4} \lambda$. **B3)** Detalle del parietal próximo a la sutura sagital. Trabéculas alargadas organizadas escalonadamente formadas por *WOV* y tejido superficial *PF*. **C1)** Sección del occipital AL20026. **C2)** Región del occipital próxima a la sutura lambdoidea. Trabéculas formadas por *WOV* y *PF*. **C3)** Región media del hueso con tejido *WOV* y *PF*. Región subperióstica ectocraneal formada por trabéculas elongadas y cavidades alargadas paralelas a la superficie. La sección media interna tiene apariencia reticular con cavidades irregulares. Las escalas, barras negras, representan 0,5 mm. La escala, barra blanca en C1, representa 1 mm.

En el hueso frontal (AL20024, Fig. 5.1A1), de la comparación morfológica de la región central de la sección histológica y los extremos próximos a las suturas –metópica o coronal– se observó que existían diferencias notables respecto a la variación del tamaño y la forma de los espacios no mineralizados. Por un lado, en la región central de la sección (Fig. 5.1A2) la matriz de tejido era fibrosa, identificando hueso entretejido (*WOV*) y tejido de fibras paralelas (*PF*). En el área ectocraneal –superior–, los espacios vasculares variaban desde formas redondeadas de pequeño tamaño a formas elongadas extensas que contactaban con la región perióstica (indicado con la flecha roja, Fig. 5.1A2). En la región media de la sección, las trabéculas formaban cavidades irregulares, mientras que el área endocraneal –inferior– se observaron espacios reducidos, con presencia de osteonas

primarias (*PO*, señaladas con un círculo de color blanco en la Fig. 5.1), formando la configuración de tejido denominada *fine cancellous bone (FC)* (Enlow 1966b; 1968). Por otro lado, en las áreas de la sección próximas a las suturas (coronal, en la Fig. 5.1A3), el tejido de matriz fibrosa –*WOV* y *PF*– presentaba una configuración trabecular diferente formando grandes cavidades con trabéculas óseas paralelas o estratificadas que se observan en la región ectocraneal –superior–. Con ello, los espacios no mineralizados aparecían abiertos hacia la región subperióstica en dirección oblicua (flechas rojas, en la Fig. 5.1A3).

En el hueso parietal (AL20025, Fig. 5.1B1) en la región central de la sección del hueso (Fig. 5.1B2) se observó una matriz constituida por tejido fibroso, identificándose tejido *PF* localizado de manera más extensa en las regiones ecto y endocraneal subperiósticas y *WOV* hacia el interior. La sección de este hueso parece estar organizado en tres regiones: dos de ellas estaban constituidas por una región de tejido de apariencia compacta de manera ecto y endocraneal –constituido por el *PF*– y entre ambas regiones, internamente se observó una región de trabéculas de tejido *WOV* que formaban extensas cavidades, en las que se identificaron superficies con reabsorción (representadas por símbolos (-) en la Fig. 5.1B2). Al igual que en el frontal se observaron diferencias en la arquitectura trabecular entre la región central del hueso y los extremos suturales, donde las trabéculas tienen apariencia alargada y las cavidades contactan de manera oblicua con la región perióstica (señaladas con flechas rojas en la Fig. 5.1B3).

El tercer hueso perinatal estudiado corresponde con la escama del occipital que se encontraba parcialmente rota (AL20026, Fig. 5.1C1). En la región lateral derecha de la sección –región de la sutura lambdoidea– las trabéculas óseas, formadas tejidos fibrosos *WOV* y *PF*, se observaron dispuestas paralelas de manera estratificada (Fig. 5.1C2), observada también en los otros dos huesos perinatales, con los espacios vasculares orientados oblicuamente hacia la región perióstica ectocraneal (señalado con la flecha de color rojo en la Fig. 5.1C3). En la región central de la sección (Fig. 5.1C2) los espacios no mineralizados estaban delimitados por trabéculas elongadas en la sección media externa ectocraneal, mientras que en la sección media interna endocraneal la matriz de apariencia reticular formaba cavidades redondeadas e irregulares.

5.1.1.2. Cráneos niño, adolescente y adulto joven

En relación con el estudio de los cráneos del niño –AL20022, de $6 \pm 0,5$ años–, adolescente –AL20023, de $17 \pm 0,5$ años– y del adulto –AL20021, de 30 ± 5 años– se analizaron secciones histológicas de los huesos frontal, parietal y occipital. En el hueso frontal se analizó el punto B5 –impar–, en el plano sagital que corresponde a la región de la sutura metópica–; en el parietal se analizó el punto D3 – izquierdo en AL20023 y AL20021– y el punto D7 –derecho en AL20022–; y en el occipital se analizó el punto F5 –impar, en el plano sagital– (véanse la Fig. 3.3, del capítulo 3, y el anexo 3, para la localización de los puntos de estudio en los huesos). En la Fig. 5.2 aparecen los datos histomorfológicos y detalles histológicos de las secciones de los huesos de los tres cráneos.

- **Niñez: hueso lamelar extraordinariamente extendido**

Los huesos del individuo de menor edad (AL20022, de $6 \pm 0,5$ años) se caracterizaron histológicamente por presentar en la región subperióstica ecto y endocraneal tejido óseo donde las fibras de colágeno se disponían de forma paralela (hueso lamelar, *LAM*) y con pocos canales vasculares en los tres huesos –frontal, parietal y occipital– (Fig. 5.2A-A4, tejido *LAM* indicado con línea de color azul). Este tejido alcanzaba una profundidad casi hasta la región de la diploe, pero en el hueso frontal su extensión parecía reducida en la tabla interna (Fig. 5.2A1). A su vez, entre el tejido *LAM* y la diploe del parietal y del occipital se identificaron algunas estructuras derivadas del remodelado, como espacios de reabsorción (*RE*) y osteonas secundarias (*SO*) aisladas (Fig. 5.2A2-A4, círculos en color rojo).

La región media de las tres secciones aparecía organizada en cavidades de tejido esponjoso, constituyendo cavidades diplóicas de gran extensión que estaban delimitadas de tejido lamelar endóstico (*ELAM*) –reflejando la deposición de tejido– y de superficies con reabsorción con bordes irregulares, contribuyendo a la arquitectura característica trabecular más definida en el hueso occipital (Fig. 5.2A3).

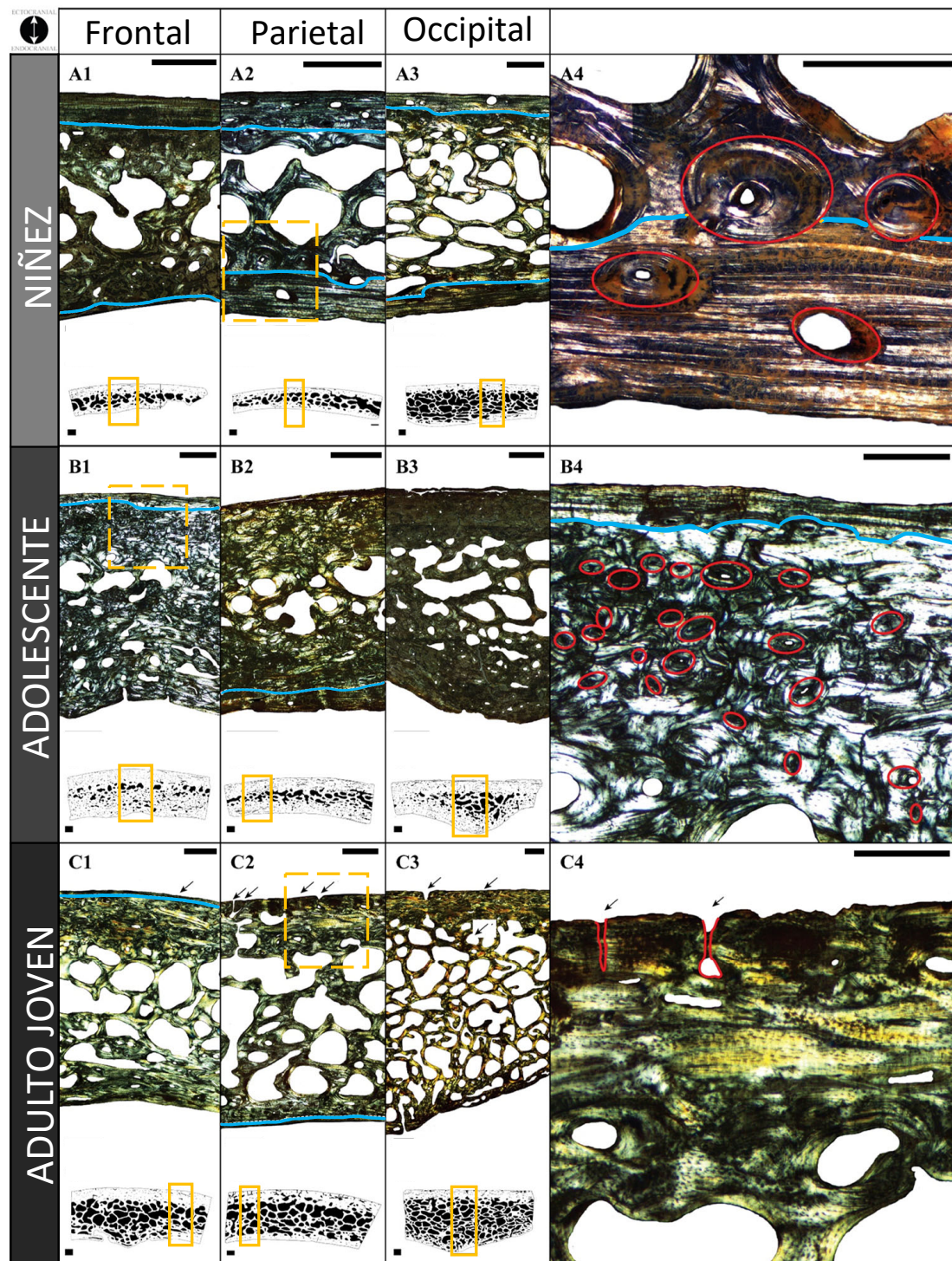


Figura 5.2. Detalles histológicos de los huesos de la bóveda craneal –frontal, parietal y occipital– procedentes de los individuos de San Nicolás (SN). A) Niño AL20022, B) adolescente AL20023 y C) adulto joven AL20021. Las imágenes del 1 al 3 corresponden a áreas de las secciones histológicas observadas en LP, extraídas del área que aparece remarcada en color amarillo en la sección representada en la parte inferior. Las líneas de color azul delimitan la extensión de tejido lamelar (LAM). Las imágenes de detalle (obtenidas de A2, B1 y C2) aparecen en A4, B4 y C4. Los círculos de color rojos en A4 y B4 representan osteonas secundarias y cavidades de reabsorción. La línea de color roja representa canales en la región perióstica ectocraneal en C4. Las flechas de color negro indican la presencia de estos canales en los huesos del adulto joven. La escala representa 1 mm, excepto A4, B4 y C4, que representa 0,5 mm. Imágenes modificadas de García Gil *et al.* (2016).

- **Adolescente: reducción de la diploe por compactación del tejido trabecular**

La identificación del tejido óseo y de microestructuras en los huesos del adolescente – AL20023, de $17 \pm 0,5$ años– se ha visto limitada en cierta medida por el estado de preservación histotafonómico de las secciones histológicas –el adolescente fue el individuo de la colección de AL con los valores más bajos registrados del índice general histológico, *GHI* (véase el apartado 4.1.2, del capítulo 4)–. En los tres huesos (Fig. 5.2B1-B3), en las regiones subperiósticas ecto y endocraneales, la matriz de tejido que estaba formada por *LAM* aparecía notablemente reducida, respecto a la extensión observada en el niño. Este tejido ha permanecido visible en una pequeña región superficial de la tabla externa del frontal (Fig. 5.2B1, y en detalle en B4). Las secciones presentaban una diploe poco extendida –poco vascularizada (VASC, véanse los resultados de la compartimentalización, tal y como se mostrará más adelante en el capítulo 6). La matriz de tejido compacto presentaba una apariencia sinuosa producto de la compactación de los espacios y cavidades de la diploe a partir de deposición de tejido de origen endóstico (*compacted coarse cancellous bone, ECC*) (Enlow, 1968; Enlow y Hans, 1996) distinguible en la tabla externa del parietal y occipital (Fig. 5.2B2-B3). La presencia de osteonas secundaria (*SO*), como las que se observan en la imagen detalle del frontal (círculos rojos en la Fig. 5.2B4) fue mayor respecto a las observadas en el cráneo de niños no cuantificados–.

- **Adulto: diploe homogénea y aumento del remodelado secundario**

En el adulto joven –AL20021, de 30 ± 5 años– se identificó tejido *LAM* avascular en regiones muy reducidas de la región superficial ecto y endocraneal del frontal y parietal (Fig. 5.2C1-C2). El hueso compacto de ambas regiones corticales presentaba una morfología sinuosa y reticular. La diploe se observó en una gran extensión de la sección en los tres huesos (Fig. 5.2C1-C3) (ver datos de la cuantificación de la vascularización más adelante, en el apartado 6.1.1, del capítulo 6), configurada por cavidades que estaban delimitadas por trabéculas de *ELAM*. Por toda la matriz se identificaron osteonas y estructuras del remodelado (en detalle en la Fig. 5.2B4, círculos de color rojos), aumentando en la región media de la sección próxima a la diploe. Los canales vasculares se disponían en diferentes orientaciones, longitudinal y transversal. La superposición de las estructuras del remodelado, en varias direcciones acontecida sobre un tejido de

arquitectura reticular, generaron una apariencia general compleja del tejido. Se puede destacar la abundante presencia de canales observados en la región más superficial ectocraneal (Fig. 5.2C4, flechas negras y línea roja) no presentes en los huesos de los dos individuos no adultos estudiados de AL. Los canales atravesaban el tejido y contactaban con la región perióstica ectocraneal.

5.1.1.3. Variación intraindividual: estudio del cráneo adulto

En el cráneo adulto de la colección de AL –AL20021, de 30 ± 5 años– se analizaron 22 secciones histológicas para observar la variación de los tejidos en diferentes puntos de un mismo hueso. Se estudiaron cuatro puntos del hueso frontal, seis de cada parietal –derecho e izquierdo– y tres del occipital (representadas en el anexo 3). En la Fig. 5.3 aparecen representadas regiones características de cada muestra analizada de los huesos frontal (Fig. 5.3A1-A4), parietal izquierdo (Fig. 5.3B1-B2, C1-C2, D1-C2), parietal derecho (Fig. 5.3B3-B4, C3-C4, D3-D4) y occipital (Fig. 5.3E1-E4).

La identificación de los tipos de tejidos se correspondió con los observados en las anteriores secciones histológicas identificadas del adulto (Fig. 5.2C1-C4) con la presencia del hueso lamelar (*LAM*) en la región perióstica ecto y endocraneal en extensión variable, un tejido de apariencia reticular caracterizado por la presencia de *SO* que se extiende a continuación del *LAM* y en profundidad hasta la región de la diploe.

La diferencia más notable entre las secciones histológicas se correspondió con la extensión del tejido *LAM* en las regiones subperiósticas, en vinculación a la presencia de *SO* en diversas orientaciones. En los huesos frontal y occipital, las regiones laterales presentaron *LAM* en gran extensión en la sección media externa (véase detalles del frontal en la Fig. 5.3A3, y del occipital en la Fig. 5.3E1, E3, *LAM* delimitado en color azul y naranja) y se observó en un área muy limitada en la región endocraneal (véase detalles del frontal en la Fig. 5.3A4 y del occipital en la Fig. 5.3E2, E3). Por el contrario, en las secciones histológicas de la región más sagital del cráneo, el tejido *LAM* se observó en una reducida profundidad desde la superficie perióstica ectocraneal (véase detalles del frontal en la Fig. 5.3A2, del parietal en la Fig. 5.2C1, C3-C4). Sin embargo, a diferencia de las demás secciones histológicas, la sección de la región más anterior del hueso frontal –muestra del punto A1– presentaba una notable extensión del tejido *LAM* en la región endocraneal (Fig. 5.3A1). En todas las secciones histológicas del parietal se observó *LAM* en una región subperióstica limitada, excepto en las dos muestras más anteriores y sagitales de cada parietal –puntos C4 en

el parietal izquierdo y C7 en el parietal derecho— en las que se observó desde la superficie ectocraneal hasta una considerable profundidad (Fig. 5.3B3, línea azul).

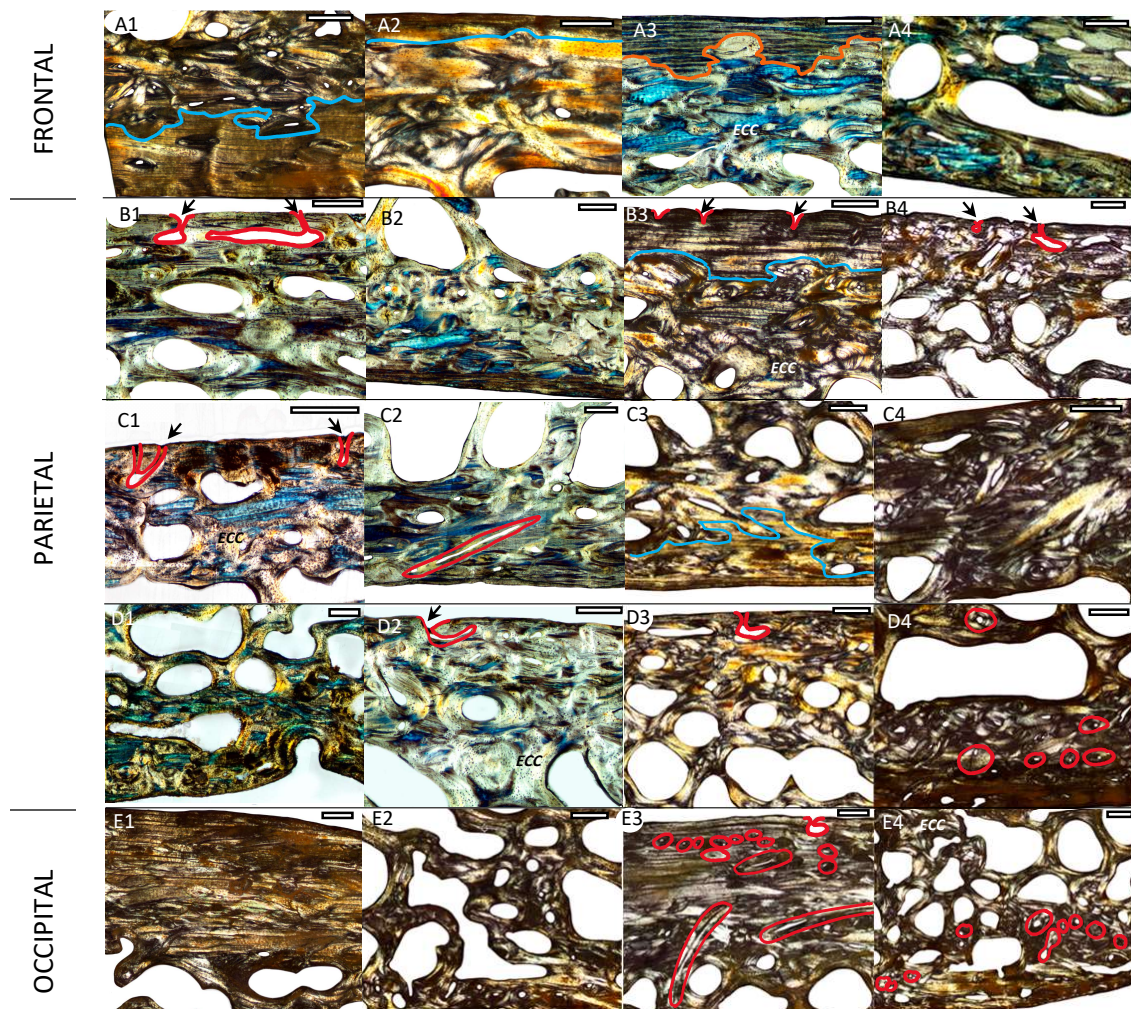


Figura 5.3. Detalles histológicos de los huesos de la bóveda craneal del adulto joven AL20021. A) Hueso frontal. A1-A2) sección media del punto A1 endocraneal y ectocraneal, respectivamente. A3) SME del punto B3; A4) SME del punto B7. B) Huesos parietales. B1) SME del punto C3. B2) SMI del punto C4. B3) SME del punto C6. B4) SME del punto C7. C1) SME del punto D3. C2) SMI del punto D4. C3) SMI del punto C6. C4) SME del punto D7. D1) SMI del punto E3. D2) SME del punto E4. D3) SMI del punto E6. D4) SMI del punto E7. E1-2) SME y SMI del punto F3 y F7 respectivamente. Las líneas de color naranja y azul representa la extensión del tejido lamelar (*LAM*). Las líneas de color rojo indican la presencia de canales en la región perióstica y los círculos rojos representan osteonas secundarias (*SO*). Las escalas, barras y negras representan 0,5 mm.

En todas las secciones se observaron canales en la región perióstica ectocraneal, que llegaban a contactar con cavidades intracorticales (véanse detalles del parietal en la figura Fig. 5.3B1, B3-B4, C1, D2-D3, E3, señalado con flechas negras y líneas de color rojo).

La diploe se encontraba organizada en trabéculas formando las cavidades diploicas características, que en ocasiones llegaban hasta regiones próximas a la superficie tanto

ectocraneal (véase detalles del parietal en la Fig. 5.3B1, B4, D3) como endocraneal (véase detalles del frontal en la Fig. 5.3A4, del parietal en la Fig. 5.3C3, D1 y del occipital en la Fig. 5.3E2, E4).

En el cráneo adulto, además, se estudiaron tres secciones histológicas realizadas en la sutura sagital entre los huesos parietales –que corresponde al punto D5, en el punto medio de la sutura entre bregma y lambda – así como de la sutura temporoparietal izquierda (punto D1) y derecha (punto D9) (véase la correspondencia de puntos y su localización en el cráneo en la Fig. 3.11 del capítulo 3, o en Anexo 2). En la Fig. 5.4 aparecen representados detalles de cada sección histológica analizada, de la sección de la sutura temporoparietal izquierda y derecha (Fig. 5.4A-B, respectivamente), y de la sutura sagital (Fig. 5.4C-E2).

Los huesos parietal y temporal forman la escama del temporal, una sutura de borde biselado en la que el temporal se dispone por encima del parietal. La sección histológica de los mismos refleja un aspecto muy diferente a la organización observada en las demás secciones de huesos del cráneo en el adulto. En las dos secciones histológicas (izquierda D1 y derecha D9) del hueso parietal, en la región subperióstica del hueso se observó una capa de *LAM* en la tabla externa que desaparecía en la zona de superposición con el hueso temporal (representado con una línea de color azul, Fig. 5.4A-B) representando una superficie de reabsorción de tejido la diploe se encontraba muy reducida o es inapreciable observándose una sola línea de cavidades rodeadas de hueso compacto. A su vez, en la tabla interna también aparecía una capa de *LAM*. En el hueso temporal de ambos lados, se observó *LAM* en la tabla externa, mientras que en la superficie endocraneal que conforma la sutura la superficie del hueso representa también una región de reabsorción de tejido –porción de hueso en la parte superior de la Fig. 5.4A-B, representado por el símbolo (-)–.

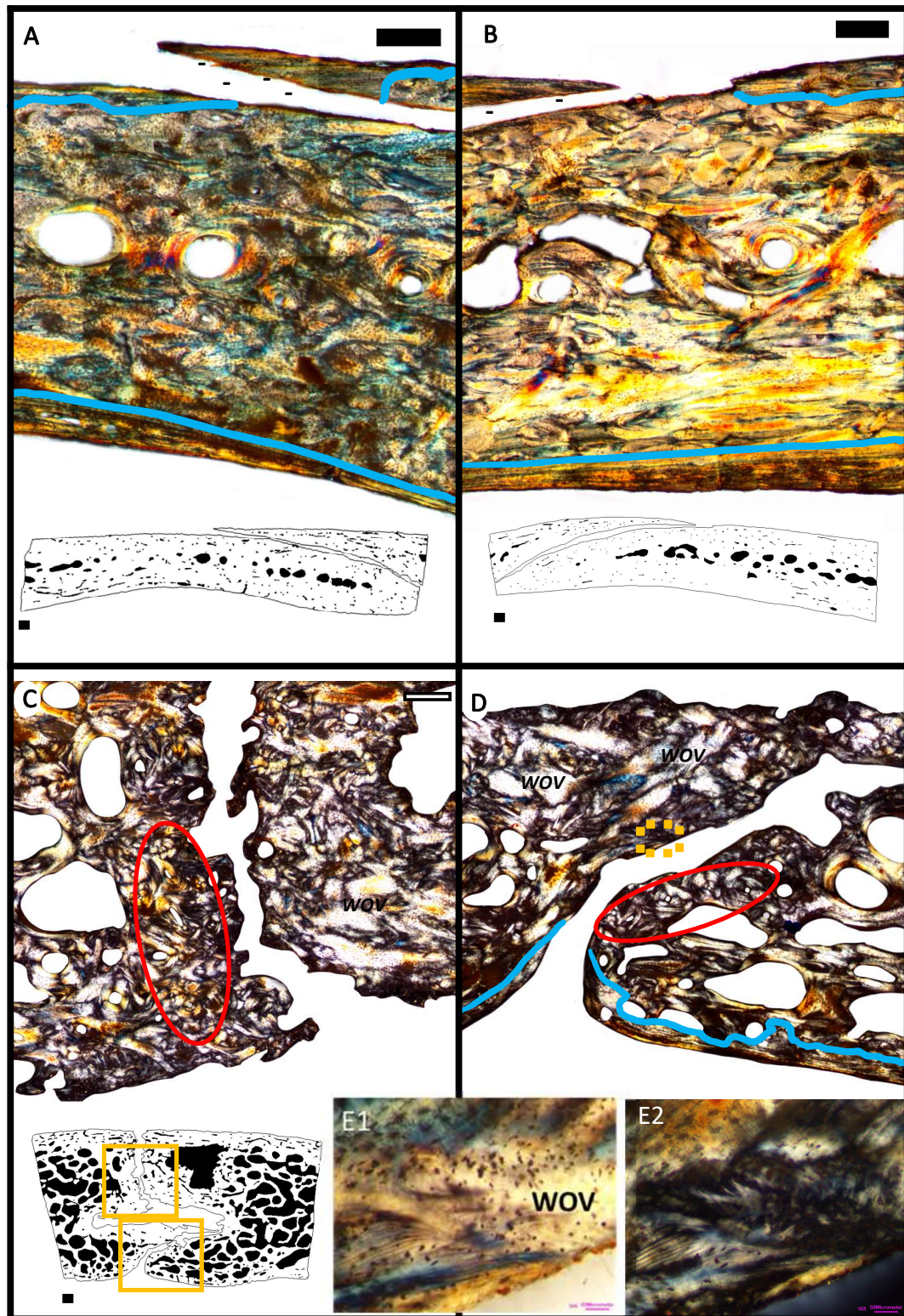


Figura. 5.4. Detalles histológicos de las secciones histológica de las suturas del cráneo adulto AL20021. A) Sutura temporoparietal izquierda (muestra D1). B) Sutura temporoparietal derecha (muestra D9). La escama del temporal aparece en la parte superior. C) Detalle del frente de la sutura sagital (muestra D5). Se observan osteonas secundarias *SO* (círculos rojos) y hueso entretejido (*WOV*) en los bordes enfrentados. D) Misma sección histológica que en C, otra región de la sutura. La línea azul representa la extensión del tejido lamelar (*LAM*). El remodelado y el tejido *WOV* aparecen en lados opuestos. E1-E2) Detalle del *WOV* en la sutura. Imágenes en LP y LP con $1/4\lambda$ en A-B, E1. Las escalas, barras negras y blancas, representan 0,5 mm. La escala en E1-E2, barra rosa, representa 50 μm .

En la sección histológica realizada en el punto medio de la sutura sagital –punto D5– la tipología de tejidos que se observó se corresponde con la descrita en las otras secciones de hueso parietal de este individuo, si bien la organización cambia drásticamente en la zona de la sutura. Los extremos de los huesos que conforman la sutura muestran un aspecto muy sinuoso y quebrado. Se identificó dos tipos de organizaciones de la matriz que parecen alternarse en regiones de cada frente de hueso parietal derecho e izquierdo a lo largo de toda la extensión de la sutura. Se observaron áreas altamente remodeladas (círculos rojos en Fig. 5.4C-D) con numerosas osteonas secundarias, mientras que en el frente del parietal opuesto el tejido tenía un aspecto fibroso desorganizado correspondiendo a tejido entretejido (*WOV* en Fig. 5.4C-D y detalles en E1-E2).

5.1.2. Histología del cráneo en diferentes grupos de edad de los individuos de San Nicolás

La interpretación de la organización histológica de las secciones histológicas de San Nicolás (SN) se vió condicionada por el alto grado de alteración tafonómica debido, fundamentalmente, a la presencia de *MFD* en la mayoría de las secciones histológica, que han generado grandes zonas bioerosionadas –véanse datos de la preservación microscópica en el apartado 4.1.2 del capítulo 4–. Los detalles de la histología para cada grupo de edad se exponen a continuación.

5.1.2.1. Análisis histológico de los huesos del cráneo de los individuos de San Nicolás

- **Individuos infantiles y niño**

Las secciones histológicas de los cráneos de los dos grupos de menor edad –SN102 y SN615 (infantiles, de $1,5 \pm 0,5$ años, Fig. 5.5A1-A4 y Fig.5.5B1-B4, respectivamente) y SN174 (niño, de 4 ± 1 año; Fig. 5.5C1-C4) se caracterizaron por la presencia de hueso lamelar (*LAM*) poco vascularizado en la región subperióstica en las dos tablas, ecto y endocraneal. En esta región también se identificó la presencia de espacios de reabsorción dispersos (*RE*) como puede verse en los detalles de la región endocraneal del parietal de SN102 (Fig. 5.5A4) y de la región ectocraneal del parietal del SN615 (Fig. 5.5B4). Las alteraciones identificadas en los tejidos no permitieron identificar y describir en detalle la histología de los tejidos mineralizados en las secciones de los individuos SN102 y SN174 (véanse los datos de la micropreservación en el apartado 4.1.2, del capítulo 4). Sin embargo, se identificaron regiones con tejido *LAM* en algunas regiones de las secciones

histológica de los individuos SN102 y SN615 (delimitado con líneas de color azul y naranja en las Fig. 5.5A1-A4, B1-B4). De esta forma, se observaron interrupciones entre la laminación del tejido *LAM* identificando posibles líneas estructurales (flechas rojas en la Fig. 5.5B1-B4) que podrían representar «marcas de crecimiento óseo» – *bone growth marks, BGM*– (Castanet *et al.*, 1993; Woodward *et al.*, 2013).

En la cortical media, en la transición a la región de la diploe, se observaron áreas de tejido lamelar endóstico (*ELAM*) con apariencia sinuosa, formando un tejido *ECC* que evidencian un alto grado del modelado intracortical en las secciones histológicas del infantil SN102 –como se observa en el parietal (Fig. 5.5A2, A4)– y del niño SN174 –observado en detalle en el frontal (Fig. 5.5C1-C4).

Las dos secciones histológicas frontales de los infantiles corresponden al punto B5, región de unión de la sutura metópica. Del análisis de esta región se puede señalar que en ambas secciones se produjo la fusión completa de los dos huesos frontales (pares), ya que histológicamente no se observaron vestigios de la sutura metópica. En toda la sección de los dos individuos se identificó *LAM* subperióstico de manera continua a lo largo de la superficie ecto y endocraneal (línea azul en la Fig. 5.5A1, B1). De igual manera, los espacios se distribuían en la cortical media sin identificarse un posible punto de unión de los huesos.

En estos individuos, las cavidades diploicas aparecieron delimitadas por superficies y cavidades de reabsorción (*RS*) invadiendo los tejidos corticales primarios y de deposición identificados por la presencia de hueso endóstico (*ELAM*) (véanse detalles en la Fig. 5.5A4, B4), C4). Los individuos presentaron diferencias en la configuración de la organización y extensión de la diploe. Por un lado, en las secciones histológicas del parietal y occipital del individuo SN102 (Fig. 5.5A3) la región de tejido esponjoso estaba constituida por cavidades diploicas situadas longitudinalmente en la región central de la sección. Por otro lado, en el individuo SN615 la diploe ocupaba una gran extensión transversal en la sección en los huesos frontal y occipital (Fig. 5.5B1, B3) –que se corresponderá con una gran vascularización, cuantificada en el apartado 6.2.1, del capítulo 6)–. En los tres huesos de este individuo la diploe aparece organizada en trabéculas delimitadas por tejido *ELAM*. A su vez, en el individuo SN174 (edad 4 ± 1 año) en las tres secciones se observó que las cavidades que conformaban la diploe no eran extensas y aparecían distribuidas en la sección entre regiones de tejido *ECC* (Fig. 5.5C1-C4). Esta morfología puede corresponder también al modelado cortical producido por la compactación del tejido trabecular.

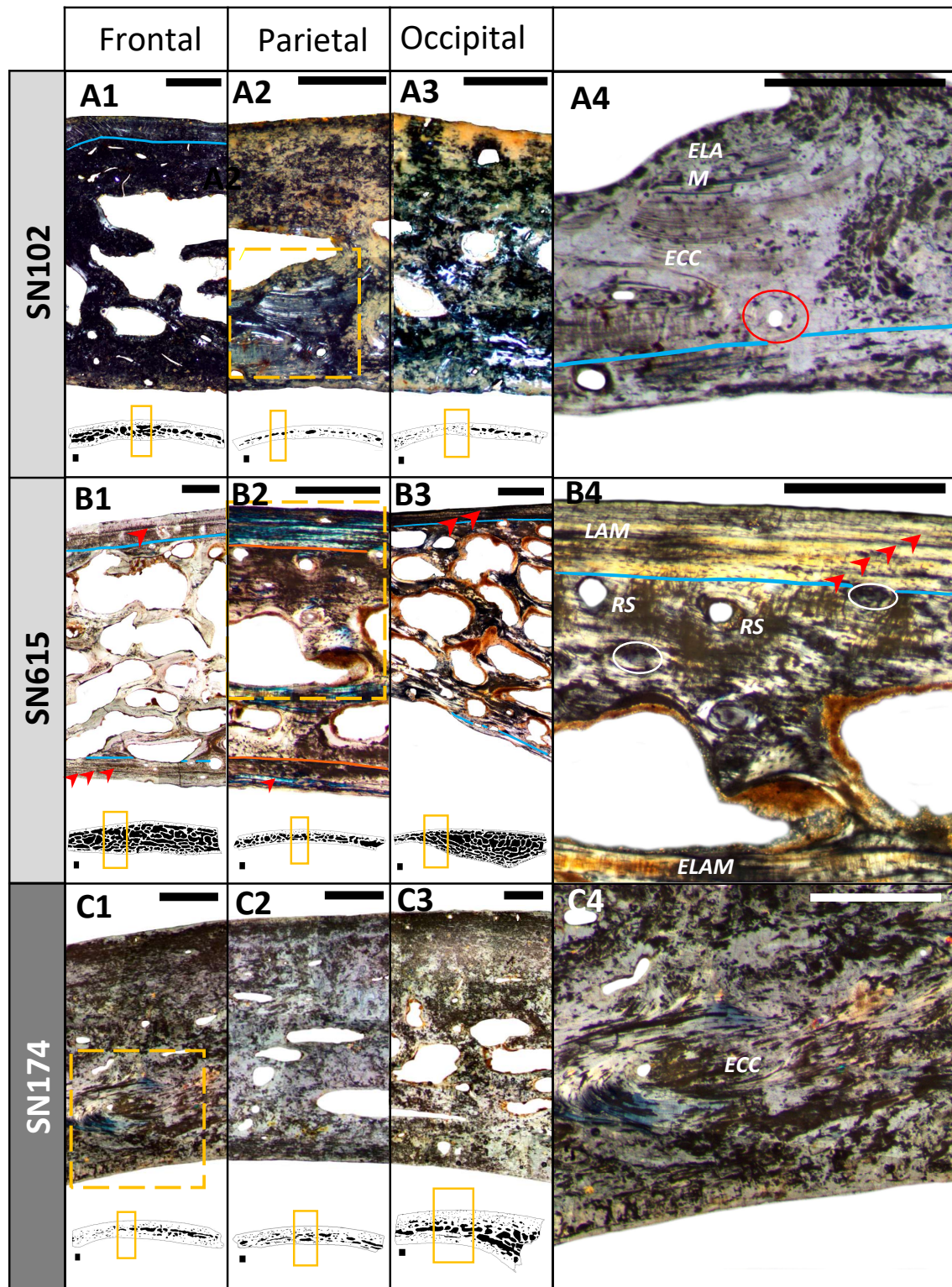


Figura 5.5. Detalles histológicos de los huesos de la bóveda craneal –frontal, parietal y occipital– procedentes de los individuos de A) infantil SN102, B) infantil SN615 y C) niño SN174. Las imágenes del 1 al 3 corresponden a áreas de las secciones histológica observadas en LP, extraídas del área que aparece remarcada en amarillo en la sección representada en la parte inferior. Las líneas de color naranja y azul delimitan la extensión de tejido lamelar (LAM). Las imágenes de detalle (obtenidas de A2, B2 y C1) aparecen en A4, B4 y C4. Los círculos en blanco y rojos representan osteonas primarias (PO) y secundarias (SO) respectivamente. Las flechas rojas indican la presencia de marcas de crecimiento óseo (BGMs). Imágenes en LP y LP con $\frac{1}{4} \lambda$ en A4, B1-2, C1-3. Las escalas representan 0,5 mm.

• Individuos juveniles

En los individuos juveniles –SN256 y SN442 (de 9 ± 2 años) y SN248.1 (de $10 \pm 2,5$ años)– el tejido avascular *LAM* también se localizó en las regiones periósticas ectocraneal e endocraneal ocupando una considerable extensión en profundidad de la sección en todas las secciones histológica de los individuos (SN256 en la Fig. 5.6A1, SN442 en Fig. 5.6B1-B4 y SN248.1 en Fig. 5.6C1-C4, representado por líneas de color azul y naranja). Se puede destacar que en el individuo SN248.1, en la región subperióstica endocraneal se apreció la disrupción de las láminas del *LAM* y la disposición de nuevas lamelas subperiósticamente (líneas discontinuas en color naranja, Fig. 5.6C2-C4).

En el individuo SN256 se estudió la región del hueso occipital próxima al punto asterion (punto G1 en el cráneo) que incluía la región correspondiente de sutura lambdoidea. La sección histológica de este hueso se encontraba mal preservada (véase la Fig. 4.6A3, del capítulo 4), pero puede identificarse tejido compacto con una diploe muy reducida. En la región de la sutura (situado a la izquierda en la imagen) las fibras de colágeno de la matriz presentaban una orientación paralela a la superficie lateral de la sutura, perpendicular a las superficies (línea discontinua naranja, Fig. 5.6A3).

En las secciones de estos individuos es remarcable el aumento del remodelado respecto a los individuos de menor edad. Se observó la presencia de *RS* y *SO* con canales en diferentes orientaciones. Se identificaron los canales característicos dispuestos de manera longitudinal, perpendiculares al plano de sección (señalados p. ej. en el occipital de SN442 con círculos rojos, Fig. 5.6B1-B3). Además, se identificaron otros canales que atravesaban la sección de manera trasversal en diferentes orientaciones: perpendicular a la superficie (Fig. 5.6B1, línea roja) –denominada radial en huesos largos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) o de manera oblicua (delimitado en rojo en la Fig. 5.6B4).

La región de transición entre la cortical media y la diploe presentaba una morfología más compleja de interpretar. En algunas regiones, como en el occipital de SN256 se identificó zonas con grandes cavidades de reabsorción (símbolo (–) en Fig. 5.6A4) localizadas sobre tejido *LAM*. En otras muestras se observó hueso compacto sinuoso o de morfología reticular *ECC*, observado en detalle en la región ectocraneal del parietal de SN442 (Fig. 5.6B4) o endocraneal del parietal de SN248.1 (Fig. 5.6C4). A esta organización tisular hay que añadir el efecto del remodelado y la superposición de las estructuras relacionadas con las *SO* sobre el tejido primario.

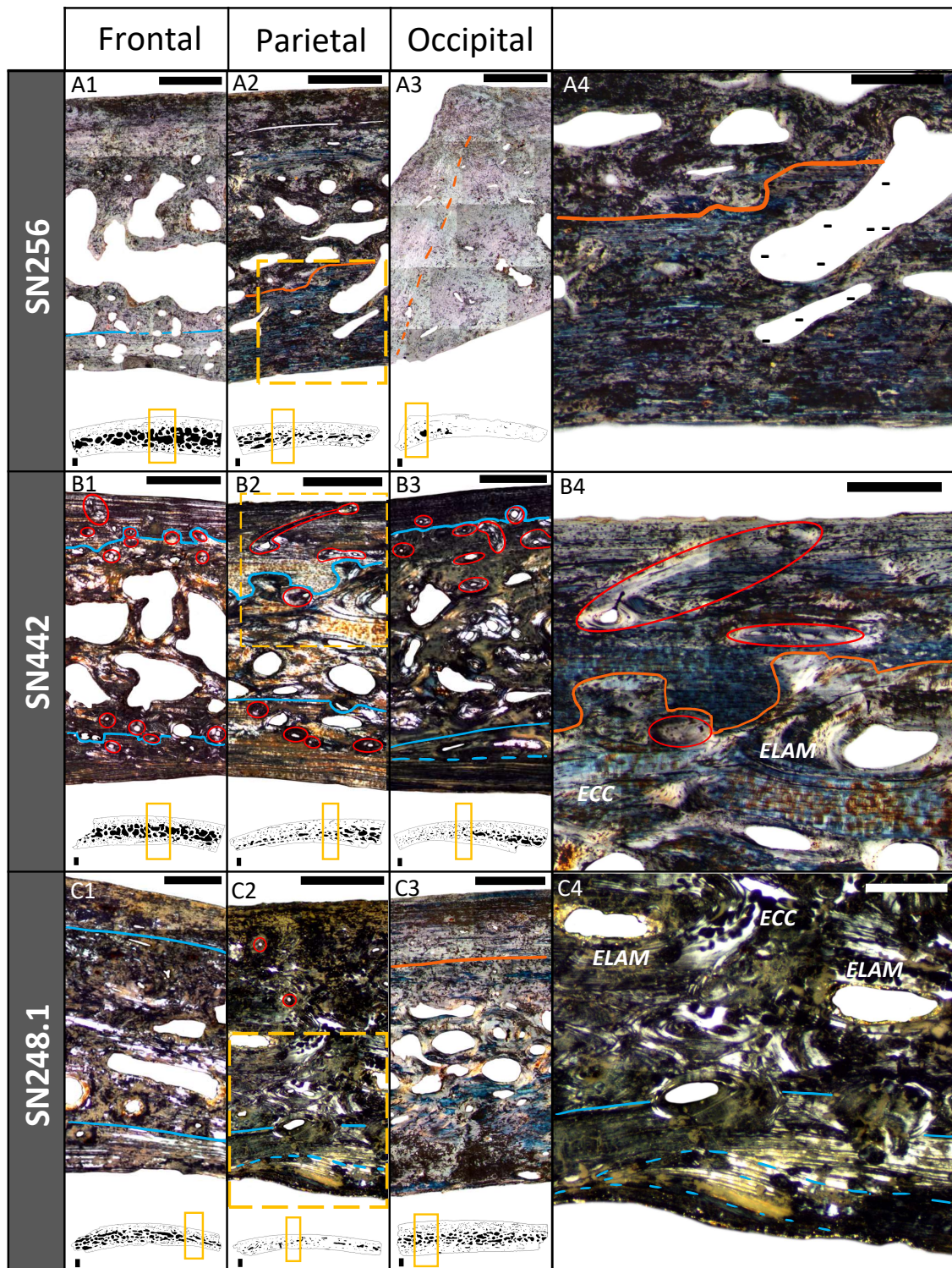


Figura 5.6. Detalles histológicos de los huesos de la bóveda craneal –frontal, parietal y occipital– procedentes de los individuos juveniles A) SN256, B) SN442 y C) SN248.1. Las imágenes del 1 al 3 corresponden a áreas de las secciones histológica observadas en LP, extraídas del área que aparece remarcada en amarillo en la sección representada en la parte inferior. Las imágenes de detalle (obtenidas de A2, B2 y C2) aparecen en A4, B4 y C4. Las líneas de color azul y naranja delimitan la extensión de tejido lamelar (LAM). Los círculos en rojos representan osteonas secundarias (SO). Regiones de reabsorción (-). Imágenes en LP y LP con $1/4\lambda$ en A1-4, B4, C3. Las escalas, barras negras y blancas, representa 0,5 mm.

• Individuos adolescentes

Los individuos adolescentes tenían edades comprendidas entre los $12 \pm 2,5$ años (SN299, SN371, SN595), los 15 ± 3 años (SN513) y los 18 ± 3 años (SN142). Los resultados histológicos se muestran en las Figs. 5.7 y 5.8. De manera general, se puede señalar que, al igual que en los individuos de menor edad, en estos huesos se identificó *LAM* en la región perióstica ectocraneal y endocraneal (líneas en color azul y naranja, Fig. 5.7 y 5.8). La matriz mineral presentaba una matriz amorfa, reticular compleja formada por tejido esponjoso grueso compactado *ECC* (Fig. 5.7B4 Fig. 5.8A4, B4).

La extensión de la diploe resultó muy variable entre individuos y entre los huesos de un mismo cráneo, si bien puede estar condicionado por la localización de cada muestra en el hueso. La diploe aparece reducida en general, con extensas áreas de tejido compacto circundante en muestras como el frontal del SN371 (Fig. 5.7B1, B4), a excepción del individuo SN595, cuyas secciones presentan una diploe muy extensa formada por trabéculas (Fig. 5.7C1-C4), datos que se verificarán más adelante con la cuantificación de los compartimentos, en el capítulo 6.

En la cortical media colindante con la diploe se identificó un gran número de *SO*, mientras que en el tejido *LAM* hacia la región superficial ectocraneal se encontraron estas estructuras secundarias más dispersas, como puede observarse en el individuo SN513, en el que se aprecian *RS* de gran tamaño y *SO* en diversas orientaciones y en deriva (círculos rojos en Fig. 5.7A4, B3-B4 y Fig. 5.8A4). La diversidad de orientaciones de los canales sumado a la superposición de las estructuras secundarias confiere a la matriz una apariencia que se podía describir como amorfa. En el parietal del individuo SN513 se puede resaltar la presencia de un canal vascular estrecho en la región superficial ectocraneal (flecha negra y línea roja, Fig. 5.8A2), que atraviesa la laminación del tejido en contacto con el espacio perióstico, de forma similar a los canales ectocraneales observados en el adulto –AL20021– de la colección de AL (véanse en la Fig. 5.2C1-C4)

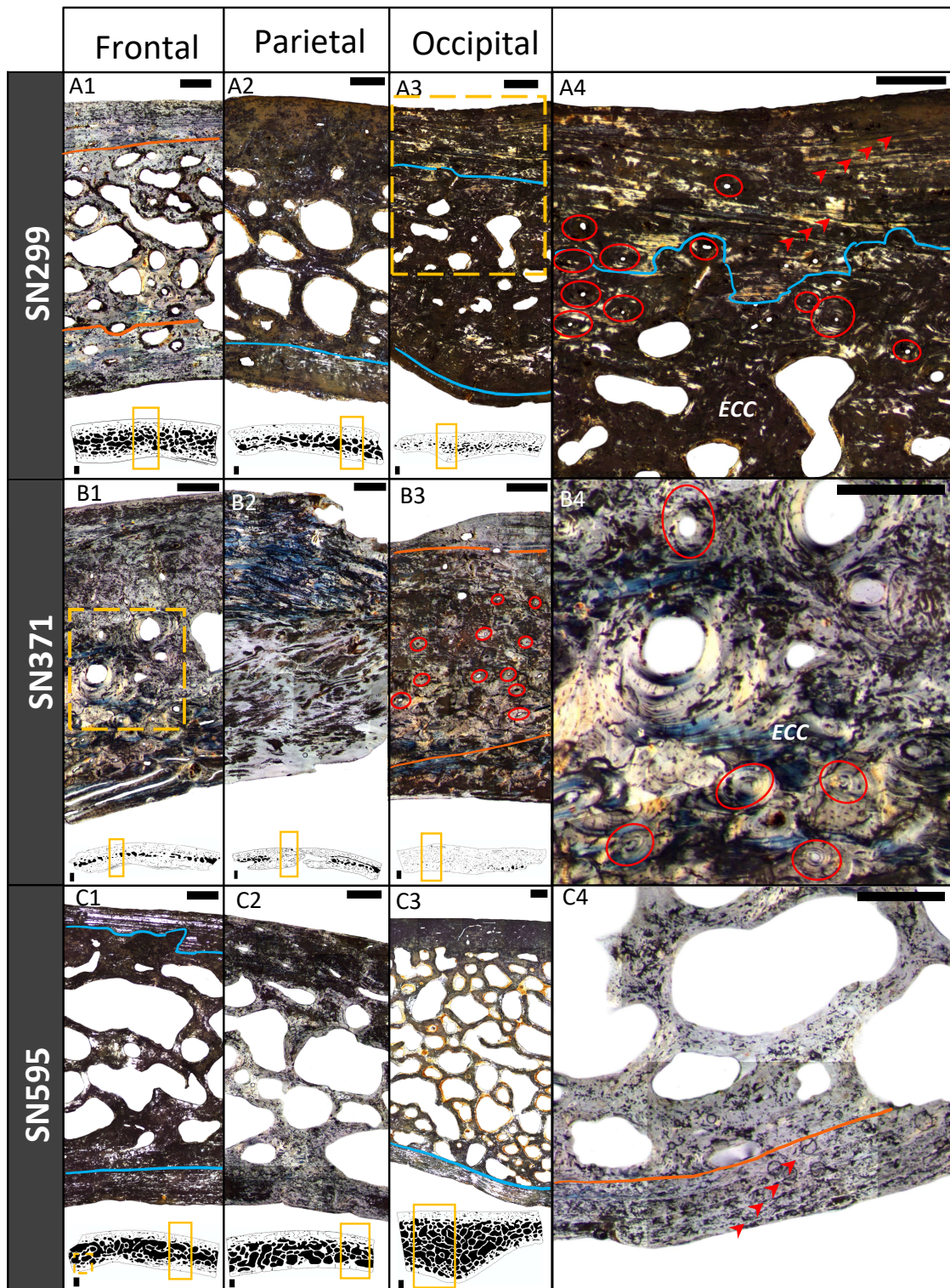


Figura 5.7. Detalles histológicos de los huesos de la bóveda craneal –frontal, parietal y occipital– procedentes de los individuos adolescentes (de $12 \pm 2,5$ años) A) SN299 B) SN371 y C) SN595. Las imágenes del 1 al 3 corresponden a áreas de las secciones histológica observadas en LP, extraídas del área que aparece remarcada en amarillo en la sección representada en la parte inferior. Las imágenes de detalle (obtenidas de A3, B1) aparecen en A4, B4. Las líneas de color azul y naranja delimitan la extensión de tejido lamelar (LAM). Los círculos en rojos representan osteonas secundarias (SO). Las flechas rojas señalan la presencia de marcas de crecimiento óseo (BGMs). Imágenes en LP y LP con $\frac{1}{4} \lambda$ en A1, B1-B4, C2, C4. Las escalas representan 0,5 mm.

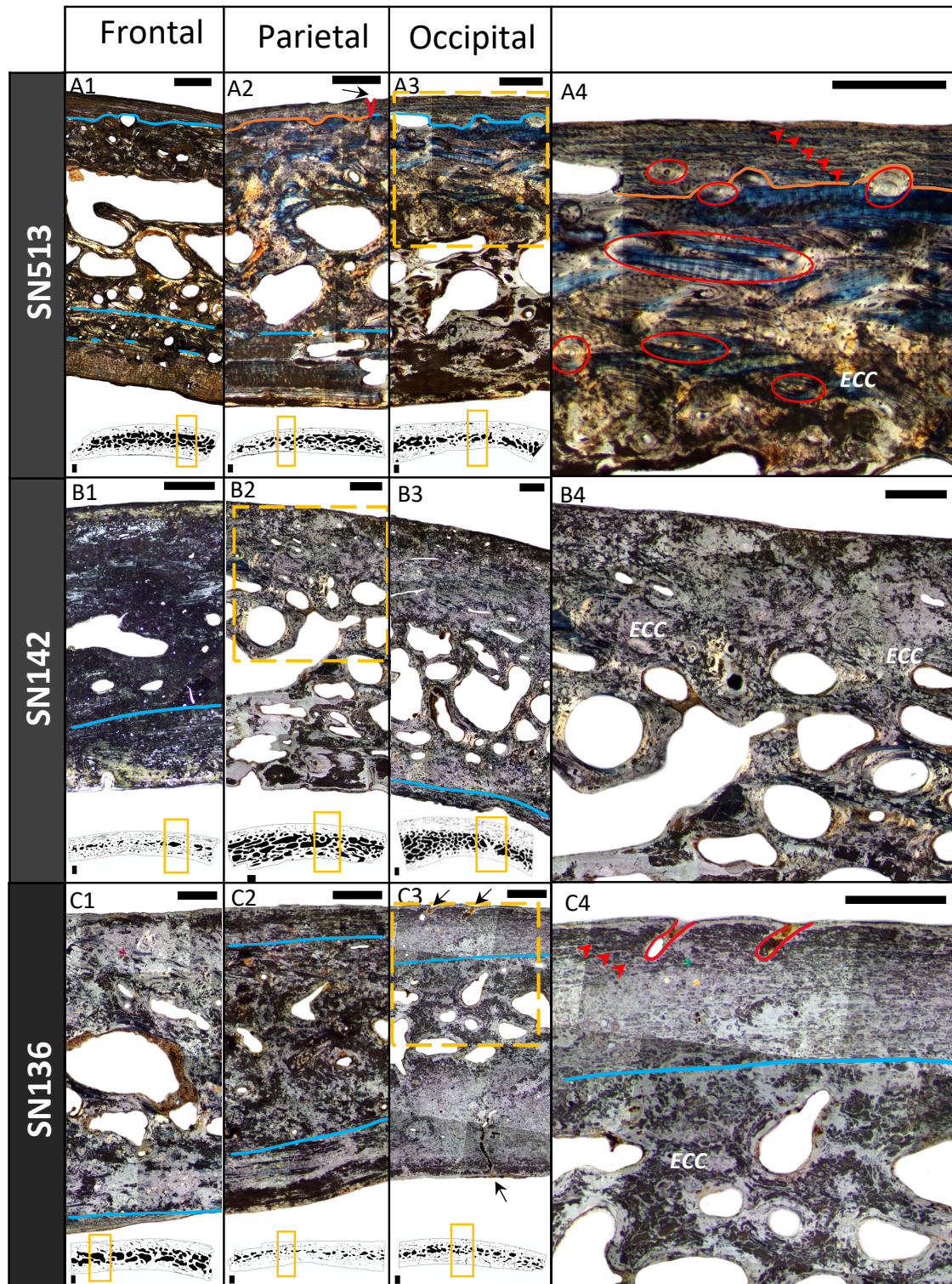


Figura 5.8. Detalles histológicos de los huesos de la bóveda craneal –frontal, parietal y occipital– procedentes de los individuos A) SN513 (adolescente, de 15 ± 3 años) B) SN142 (adolescente, de 18 ± 3 años) y C) SN136 (adulto joven, ≤ 21 años). Las imágenes del 1 al 3 corresponden a áreas de las secciones histológica observadas en LP, extraídas del área que aparece remarcada en amarillo en la sección representada en la parte inferior. Las imágenes de detalle (obtenidas de A3, B2 y C3) aparecen en A4, B4 y C4. Las líneas de color azul y naranja delimitan la extensión de tejido lamelar (LAM). Los círculos en rojos representan osteonas secundarias (OS). Las flechas rojas señalan la presencia de marcas de crecimiento óseo (BGMs). Las líneas en rojo y las flechas negras señalan la presencia de canales en la superficie ectocraneal. Imágenes en LP y LP con $\frac{1}{4} \lambda$ en A2-A4, B2-4, C1-C4. Las escalas, barras negras y blancas, representan 0,5 mm.

- **Individuo adulto joven**

Los huesos del cráneo adulto joven SN136 –de ≤ 21 años– presentaban un estado de alteración mayor (véase apartado 4.1.2 en el capítulo 4)– por lo que la identificación de tejidos se limitó a la localización y descripción de patrones de birrefringencia y vestigios de tejidos en regiones muy reducidas (Fig. 5.8C1-C4).

En los tres huesos se pudo interpretar la presencia de *LAM* localizado en la cortical externa e interna superficial. En la cortical media hacia la diploe se identificaron estructuras secundarias observados en el frontal en los espacios de reabsorción y en *SO* dispersas (Fig. 5.8C1) y se localizaron canales vasculares en la superficie perióstica ectocraneal (flechas negras y línea roja, Fig. 5.8C3-4).

La diploe mostró una organización en cavidades de diversa extensión, en las que se identificó *ELAM* y superficies con reabsorción de tejido. Las cavidades se encontraban distribuidas entre una matriz de tejido compacto *ECC*. A su vez, en los huesos de este individuo se identificaron también líneas *BGM* en el tejido *LAM* (flechas rojas en la Fig. 5.8C4).

5.1.2.2. Análisis histológico de los húmeros de los individuos de San Nicolás

Al igual que lo observado en los huesos del cráneo de la colección de SN, la interpretación histológica de los húmeros se ha visto condicionada en gran medida por la alteración microscópica general que han presentado las secciones. A pesar de ello, en algunas regiones ha sido posible la identificación de tejidos (Fig. 5.9), encontrándose en todos los casos las tipologías características de huesos largos referidos en la literatura (Maggiano *et al.*, 2008, 2015, 2016; Goldman *et al.*, 2009; Cambra-Moo *et al.*, 2012, 2014; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012; McFarlin *et al.*, 2016).

- **Individuos infantiles**

En el individuo SN102 (infantil, $1,5 \pm 0,5$ años) se identificó en pequeñas regiones de la superficie subperióstica tejido *LAM* y *RS* próximos a la superficie (Fig. 5.9A). En el resto de la cortical no fue posible distinguir la organización de las fibras de colágeno de

la matriz, pero se identificaron canales vasculares atribuibles a *PO*. En la superficie de la cavidad medular se pudo identificar tejido lamelar endóstico (*ELAM*). Sin embargo, la apariencia microscópica del SN615 –infantil, $1,5 \pm 0,5$ años– resultó muy diferente tanto por su mejor preservación como por su microanatomía (Fig. 5.9 B). En la región más externa de la cortical se pudo apreciar un tejido de matriz fibrosa desorganizada (*WOV* y *PF*) muy porosa. Estos espacios vasculares parecen disminuir el tamaño del canal a medida que se profundiza en la cortical, pudiendo identificarse *PO* alineadas circunferencialmente. En este individuo identificó tejido *LAM* en el área más interna de la cortical, además de *ELAM* en el borde de la cavidad medular y en las trabéculas del hueso esponjoso. En esta región medular se distinguen grandes áreas de reabsorción de tejido. Las particularidades histológicas observadas en este húmero de SN615, hacen cuestionar la «normalidad» de este individuo como será discutido en la discusión, planteando la posible consideración de estos tejidos como un signo patológico.

En el individuo SN174 –niño, de 4 ± 1 años–, la mala preservación no posibilitó la identificación de la organización de los tejidos que componen la matriz ósea (Fig. 5.9C). Se pudo identificar canales vasculares próximos a la superficie perióstica, que podrían reflejar el crecimiento y la deriva de la cortical. En la región cortical media también se identificaron canales sin poder determinar su naturaleza primaria o secundaria junto con grandes cavidades de reabsorción.

• Individuos juveniles

En los individuos juveniles –SN256 y SN442 (de 9 ± 2 años) y SN248.1 (de $10 \pm 2,5$ años)– la sección cortical presenta, de manera general, una apariencia compacta, con presencia de canales vasculares. En el SN442 se identificó tejido *LAM* con vascularización formada por osteonas primarias alineadas (*PO*) (Fig. 5.9E). En los tres individuos juveniles se evidenció un remodelado en la cortical media, identificando un gran número de *SO* en el SN256 y SN248.1 (Fig. 5.9D, F, respectivamente). En la región medular de los tres húmeros se localizó también una extensa región de hueso endóstico (*ELAM*). Además, en SN442 se identificaron áreas de compactación del tejido esponjoso *ECC*. En las regiones de *ELAM* de este individuo se observaron canales vasculares radiales.

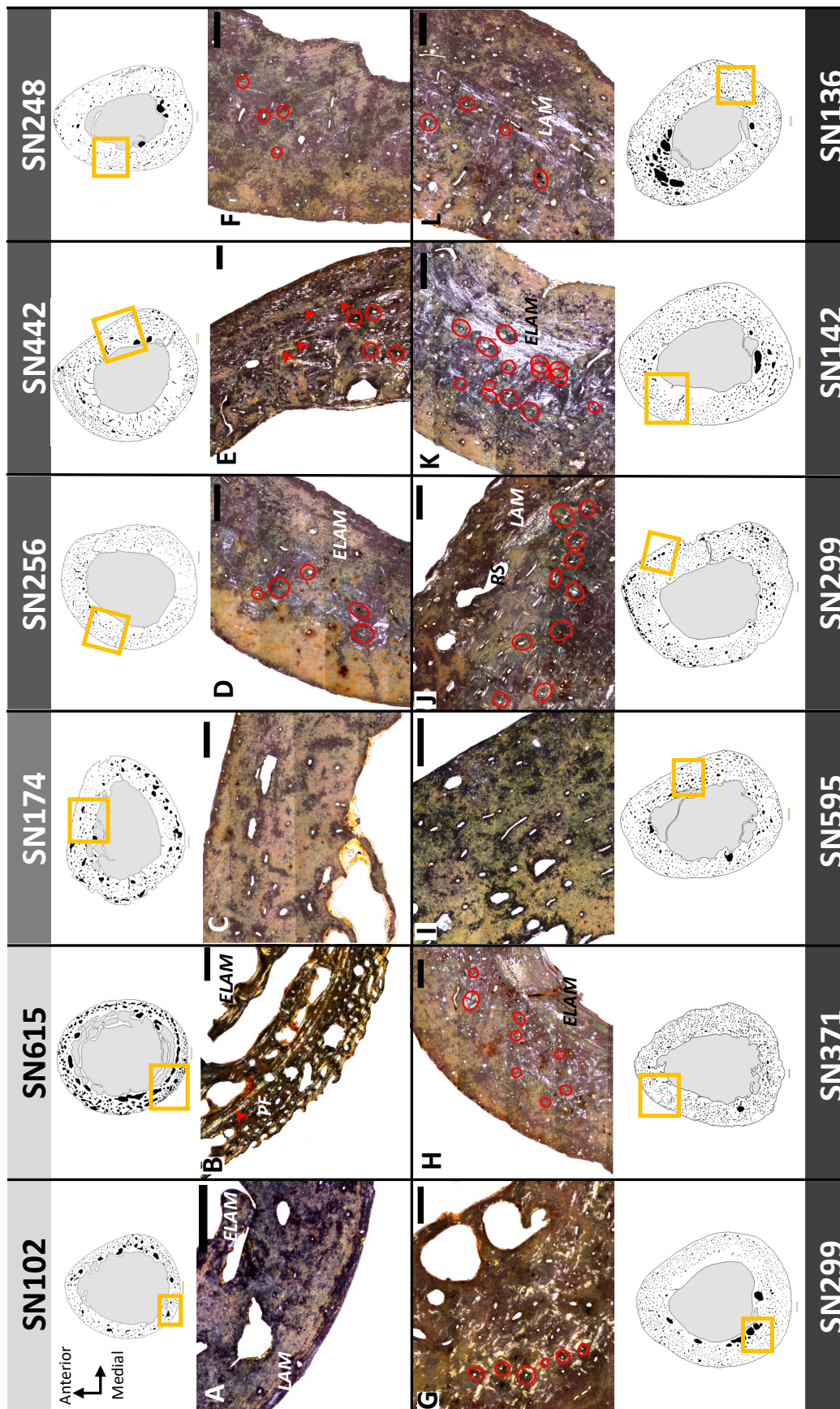


Figura 5.9. Detalles histológicos de la sección de los húmeros procedentes de los individuos de San Nicolás (SN). A) Infantil SN102, B) infantil SN615, C) niño SN1174, D) adolescente SN256, E) adolescente SN442, F) adolescente SN299, G) adolescente SN248.1, H) adolescente SN371, I) adolescente SN595, J) adolescente SN299, K) adolescente SN142, L) adolescente SN136. Las flechas rojas señalan marcas de crecimiento óseo -BGM-, los círculos de color rojo representan osteonas secundarias (SO). Imágenes observadas en luz polarizada (LP). Las escalas, barra negra, representan 0,5 mm.

- **Individuos adolescentes y adulto joven**

Por último, en los húmeros de los individuos SN adolescentes –SN299, SN371, SN595 de 12 ± 3 años; SN513 de 15 ± 3 ; SN142 de 18 ± 3 años– y en el adulto –SN136 de ≤ 21 años– la naturaleza del tejido en la región subperióstica no pudo ser identificada por las alteraciones del tejido en esta región. Sin embargo, se puede remarcar que en la cortical media predominaba la presencia de tejido secundario con abundancia de *SO* y *RS*, que en el caso SN299 y SN595 se localizaron alineados en la cortical externa, próximos a la región subperióstica (Fig. 5.9G, I). En otros casos, entre la matriz remodelada se podía identificar tejido *LAM*, observado tanto en adolescentes (Fig. 5.9J) como en el adulto joven (Fig. 5.9L). En algunos individuos, como SN371 y SN142, se pudo identificar hueso endóstico en una extensa región en la región cortical medular (*ELAM* en Fig. 5.9H, K), en el cual se identificaron canales vasculares radiales contactando con la cavidad medular.

5.1.3. Análisis histológico de parietal de la colección del dolmen del Portillo de las Cortes

La sección histológica del hueso parietal (MC2296) asociado la colección del dolmen Portillo de las Cortes mostraba un alto grado de alteración general de la matriz (véanse detalles de la preservación en el apartado 4.1.3 del capítulo 4) por lo que solo fue posible la identificación de regiones aisladas y reducidas de tejido que presentaban una intensidad de la birrefringencia reducida (Fig. 5.10).

En las dos regiones corticales, externa e interna, se distinguió la disposición en capas característica del tejido lamelar (*LAM*) identificado en regiones aisladas de la sección media externa (Fig. 5.10B) en la superficie subperióstica endocraneal (Fig. 5.10C). Fue posible la distinción de canales y espacios vasculares distribuidos por toda la sección, localizándose hasta regiones próximas a la superficie endocraneal. La diploe aparece organizada en cavidades dispersas entre tejido *ECC*. Los espacios de mayor tamaño se localizaron en la región central de la sección.

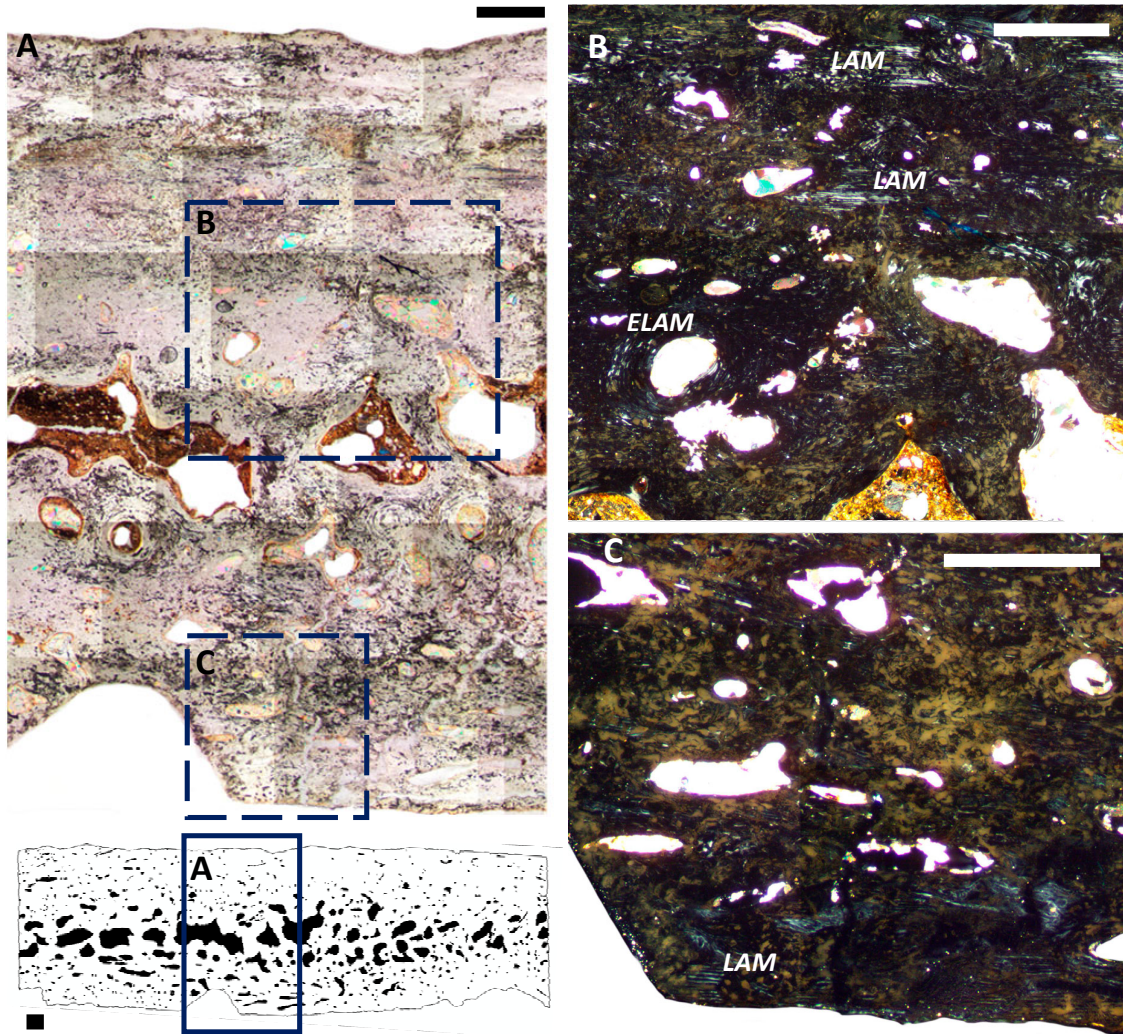


Figura 5.10. Detalles histológicos del hueso parietal MC2296 del Portillo de las Cortes observados en LP, extraídos del área que aparece remarcada en azul en la sección representada en la parte inferior. A) Detalle de la sección con las áreas detalles remarcadas en azul discontinuo. B) Detalle de la sección media en la que se observan cavidades de la diploe con presencia de tejido lamelar endóstico (*ELAM*) y áreas aisladas de *LAM* y C) detalle de la región endocraneal en la que se distingue tejido lamelar (*LAM*) subperióstico. Imágenes en LP en B-C y LP con $\frac{1}{4} \lambda$ A. Escalas, barras negras y blancas, 0,5 mm.

5.2 Discusión

Una sección histológica de hueso puede interpretarse como el reflejo de los diferentes eventos del modelado y remodelado de los huesos al avanzar la edad de los individuos (Enlow, 1963; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Al considerar el estudio de individuos no adultos –los cuales se encontraban en crecimiento en el momento de su muerte– el análisis conjunto de los resultados histológicos de los tres cráneos de AL ha permitido establecer un esquema inicial de la organización básica de los tejidos en las tres edades consideradas, a partir del cual establecer inferencias para la interpretación de otros huesos que presentaban mal estado de preservación. Hay que tener en cuenta que el estado de preservación y las alteraciones tafonómicas han condicionado en gran medida la interpretación histológica de las muestras de huesos de la colección de SN y del Portillo de las Cortes. Aun con ello, se han podido realizar algunas inferencias referentes a su anatomía microscópica, planteadas en objetivo 2, contribuyendo así a la ampliación del conocimiento referente a la distribución de los tipos de tejido en muestras histológicas del cráneo de diferentes etapas del desarrollo –desde edad perinatal al adulto– procedentes de diferentes colecciones osteoarqueológicas.

5.2.1. Variabilidad histológica del neurocráneo entre individuos de diferentes grupos de edad

En primer lugar, se puede destacar la identificación de tejido lamelar (*LAM*) avascular en la región perióstica ectocraneal y endocraneal de los diferentes huesos, que ha sido observado de manera variable con la edad siendo notablemente extenso en los huesos del individuo en la niñez, y observado de manera reducida y testimonial en los huesos del adulto de AL. Este tejido también ha sido observado en la región cortical perióstica de los diferentes huesos del cráneo de los individuos de SN en todos los grupos de edad, desde la infancia (SN102 y SN615) hasta el adulto joven (SN136) (líneas naranjas y azules en las Fig.5.5-5.8). En la sección histológica del parietal del dolmen del Portillo de las Cortes también ha sido posible su identificación en la región subperióstica endocraneal (Fig.5.10C). En relación con la aparición de este tejido, Boyde *et al.* (1990) identificaba este tejido –utilizando el término «*circunferential lamellar bone*»– en las superficies ecto y endocraneales de un hueso parietal de un individuo de 4,5 años. Este autor argumenta

que este tejido comenzaría a depositarse cuando se reduce la velocidad de deposición de tejido, que en etapas anteriores estaba formado por una matriz fibrosa muy porosa y vascularizada de tejido de fibras paralelas (*PF*) y entretejido (*WOV*), como el que se ha observado en los huesos perinatales de AL (véase la Fig. 5.1). El tejido lamelar se deposita de manera organizada y es característico de periodos de crecimiento lento del hueso (Amprino y Godina, 1947, citado en McFarlin *et al.*, 2016), lo que refleja un crecimiento lento y prolongado de los huesos del neurocráneo en espesor ya desde la infancia. La presencia de las marcas de crecimiento óseo (*BGM*), observadas en los individuos de SN puede estar relacionado a su vez con periodos en los que la tasa de deposición de hueso se ha visto afectada, variando en su velocidad de formación, depositándose más lentamente o incluso llegando a dejar de depositarse (Castanet *et al.*, 1993; Nacarino-Meneses, comunicación personal). La discusión referente a las marcas de crecimiento, si bien no se trata de un objetivo previsto en esta tesis, será retomado sucintamente más adelante.

A su vez, el tejido *LAM* también fue identificado en restos fósiles por Schultz (1993), en el hueso parietal de un *H. erectus* –O.H. 9 datado en 1,1 millones de años (Ma)– y por Bartsiokas (2002) en fragmentos de parietal de un *H. sapiens* anatómicamente moderno –Omo-Kibish 1, datado en 195 mil años (Aubert *et al.*, 2012)–. Sin embargo, la presencia del tejido *LAM* y avascular en huesos largos solo se ha relacionado en adultos con el «sistema fundamental externo» –del inglés *external fundamental system*–*EFS*– (Woodward *et al.*, 2013). La presencia de *EFS* es generalmente considerada como un indicador de la finalización del crecimiento radial en huesos largos de vertebrados (Huttenloker *et al.*, 2013; Nacarino-Meneses, *et al.*, 2016; Nacarino Meneses, 2018). Por todo ello, puede ser interpretado que la presencia del hueso lamelar avascular es un indicativo de los diferentes ritmos de crecimiento entre unidades esqueléticas, por el cual el cráneo mantiene una tasa de crecimiento más reducida desde la etapa infantil hasta la adulta. En esta etapa el crecimiento del cerebro tiene lugar de manera mucho más rápido comparado al de cualquier otro órgano o tejido del cuerpo (Bogin, 2020). Sin embargo, para poder conocer en detalle cuando comienza la formación de este tipo de tejido sería necesario su estudio en una muestra de un mayor número de individuos no adultos, comprendidos entre los rangos de edad desde la infancia hasta la niñez, así como de diferentes poblaciones de origen que bien podrán ser objeto de futuros trabajos.

Por otro lado, las diferencias más notables observadas en relación con la adscripción a un determinado grupo de edad en los huesos de los individuos de AL y SN analizados histológicamente parecen estar relacionadas con dos factores. Por un lado, la microanatomía presentó diferencias debido a la variación y extensión del hueso trabecular que constituye la diploe, y por otra parte la variación observada fue generada por la acumulación de las estructuras secundarias al avanzar la edad de los individuos. Los tejidos con apariencia sinuosa identificados en la región interna de la cortical colindante con la diploe, como se han observado en el adolescente AL20023 (véase Fig.5.2B) o en el juvenil 248.1 (véase Fig. 5.6C) pueden ser interpretados como evidencias de los patrones de modelado mediante la compactación del tejido. Se debe considerar que el tejido compacto intracortical en edades infantiles, como el observado en los huesos de SN102 y SN615 (véase Fig. 5.5A-B) puede representar un vestigio de los tejidos depositados en etapas previas del desarrollo. En primer lugar, el tejido compacto cortical se formaría por la deposición de nuevo tejido, a partir del hueso entretejido inmaduro (*WOV*) de apariencia trabecular, también llamado esponjoso fino –del inglés *fine cancellous (FC)* (Enlow 1966b)– como los observados en los huesos perinatales de AL (Fig. 5.1), compactando el tejido. La delimitación y expansión de las cavidades de la diploe se identificó a partir de la presencia de superficies y cavidades de reabsorción sobre el tejido previo en el niño de AL, mientras que, en tercer lugar, en la etapa adolescente la deposición de tejido óseo endóstico (*ELAM*) ha generado una apariencia compacta de la cortical –*compacted coarse cancellous bone, ECC*– (Enlow, 1966b; Enlow y Hans 1996; McFarlin *et al.*, 2016). Este tipo de modelado de la diploe también se observó en los individuos de SN desde la infancia a la adolescencia. La presencia de estos tejidos primarios entre las trabéculas son evidencias del proceso de modelado del hueso, con la formación de tejido esponjoso a partir de la reabsorción del compacto, acompasado del crecimiento en espesor del hueso, que será discutido en el modelo de crecimiento propuesto en el capítulo 7.

• Modelado del tejido óseo en las suturas

El modelado intracortical se ha evidenciado también en las secciones histológicas del hueso frontal en las que se analizó la región de la sutura metópica correspondiente, en la región posterior del frontal, que corresponde al punto A5 analizada en el adulto de AL y el punto B5, estudiado en los tres cráneos de AL –AL20022; AL20023 y AL20021– así como parcialmente en el hueso perinatal de esta colección –AL20024–; y en cinco

individuos de SN –los infantiles SN102 y SN615, el juvenil SN371 y el adolescente SN595–. Entre los individuos incluidos en la investigación, únicamente un individuo presentaba metopismo –retención de la sutura metópica, sin la fusión total o parcial de los huesos frontales– el SN248.1. La apariencia inmadura y desorganizada del tejido, que presenta tejido fibroso entretejido y de fibras paralelas, y la morfología del hueso frontal perinatal de AL (AL20024) parece indicar que el crecimiento en este hueso continúa en el denominado frente osteogénico (Rice *et al.*, 2003; Doro *et al.*, 2017). Si bien el estado de preservación no permitió en algunos casos la identificación de los tejidos, en las secciones histológica se evidenció la disposición continua del tejido *LAM* a lo largo de la región subperióstica ecto y endocraneal. La diploe también apareció organizada de manera continuada. La fusión de la sutura metópica es muy variable entre individuos y entre poblaciones (Cunningham *et al.*, 2016a; Nokolova *et al.*, 2018), ya que puede comenzar a fusionarse en un rango de tiempo entre los 9-18 meses hasta los 5 años (Opperman, 2000; Morriss-Kay y Wilkie, 2005; Flaherty *et al.*, 2016), por lo que la obliteración observada en los individuos infantiles de SN estaría dentro de este rango, reflejando una reorganización microanatómica por el modelado intracortical estando ya en contacto con el hueso frontal adyacente en la sutura metópica.

De las demás suturas mayores, se han analizado muestras de la sutura sagital en dos individuos –en el adulto AL20021 y en el adolescente SN371–, de la sutura temporoparietal –derecha e izquierda del adulto AL20021–, y región de la sutura lambdoidea del occipital –en el juvenil SN256–, encontrándose todas las suturas abiertas. Para la sutura sagital, la disposición de las fibras de tejido parece corresponderse con las descripciones de Enlow (1968) sobre el crecimiento y ajuste de los huesos en las suturas, con tejido compacto de organización no lamelar, correspondiente a *WOV* y *PF*. En la sutura del adulto, el margen de la sutura presenta también un alto grado de remodelado, contrapuesto a la disposición de tejido *WOV* en el frente del parietal adyacente, indicando la continuación del proceso de modelado del hueso en esta región.

En la sutura temporoparietal analizada en las dos muestras del adulto de AL (puntos D1 y D9) (Fig. 5.4A-B) los frentes de los huesos son convergentes, formando una sutura biselada, quedando dispuesta la escama del temporal en la región externa del cráneo. La organización microestructural observada en esta región está drásticamente modificada, con gran representación de tejido compacto y con la diploe muy reducida. En la región que conforma la sutura los dos huesos han presentado una superficie de reabsorción que

podría representar la línea inversa de circunvalación del cráneo, que según Enlow (1968) refleja el límite entre la superficie de deposición y de reabsorción endocraneal en los huesos de la bóveda, que reflejaría los patrones del proceso de modelado y los reajustes entre huesos en esta región. Enlow (1968) indicaba que, en una sutura en formación, aunque el margen de la sutura sea perpendicular a la superficie perióstica, la deposición de tejido en la superficie de la sutura no necesariamente aparece orientado en este plano, sino que puede aparecer dispuesto paralelo a las fibras que conforman el tejido conectivo de la sutura, disposición que puede corresponder a la observada en la sutura sagital del individuo SN371. Sin embargo, en algunas regiones de la sutura sagital del adulto de SN, analizado en el punto equivalente (D5), se identificó hueso entretejido y regiones altamente remodeladas por osteonas secundarias. A su vez, en la zona de la sutura lambdoidea del occipital del SN256 –que corresponde a la región próxima al punto asterion– la disposición del tejido en el margen de la sutura aparecía dispuesto en un plano paralelo a esta y perpendicular a las superficies subperiósticas, y con una mayor organización de la matriz de tejido, lo que refleja la gran variabilidad histológica de las suturas, dependiendo de la región analizada.

• Proceso de remodelado óseo

Por otra parte, se observó un aumento del remodelado con la edad en los adolescentes y en los adultos de AL y SN. Las osteonas secundarias se localizaron en mayor proporción en la región interna de la cortical, que coincide con las observaciones de Boyde *et al.* (1990), extendiéndose la presencia de estructuras secundarias hasta regiones próximas a la superficie subperióstica en el adulto. Estos resultados coinciden con la distribución de las osteonas secundarias en huesos parietales descrita por Boyde *et al.* (1990) y Bartioskas (2002). Además, los canales vasculares observados presentaban diferentes orientaciones respecto al plano de la sección de las muestras que coincide con las descripciones realizadas en huesos del cráneo por Trammell (2012), quien señalaba una notable variación de la apariencia de las osteonas y canales vasculares en los huesos parietal, temporal y frontal. Esta autora señala además la dificultad de explicar estas diferencias y remarca la necesidad de aumentar las investigaciones al respecto para una mejor comprensión de la histomorfología del cráneo, proponiendo una posible relación entre la variación de la vascularización entre los huesos con el sexo de los individuos, el anclaje de la musculatura o las tensiones del cráneo en regiones próximas a la zona muestreada, fundamentos a partir de los cuales cabría plantearse realizar trabajos exploratorios

futuros. Los canales de las osteonas aparecen comúnmente alineados paralelos al eje axial de carga en huesos largos (Hillier y Bell, 2007), como se observó en la región cortical de los huesos largos de SN. Esta disposición de los canales se ha relacionado con el refuerzo mecánico a la estructura ósea general de los huesos largos (Alexander *et al.*, 2019). Sin embargo, la alineación de las osteonas o de otros elementos microestructurales en los huesos del cráneo no ha sido caracterizada ni reportada en la literatura (Alexander *et al.*, 2019), por lo que los resultados descritos en esta tesis contribuyen a la comprensión de la disposición de la vascularización de origen secundario, realizada a partir de la identificación microscópica. En relación con la vascularización, se puede destacar la presencia de los canales estrechos que contactan con la región subperióstica ectocraneal, que fue observado en los huesos del cráneo de los adultos de SN y AL, y en el parietal del adolescente SN513. En esta tesis no se ha cuantificado el número de las estructuras secundarias del remodelado, pero la diversidad de orientaciones de los canales de las osteonas, junto con la acumulación y superposición de estructuras en la matriz del tejido, evidencia la dificultad de la aplicabilidad de metodologías histomorfométricas para la estimación de la edad en adultos que están fundamentadas en la cuantificación de estas estructuras secundarias. La apariencia amorfa, reticular y compleja resultado del modelado y remodelado puede resultar un condicionante en este tipo de estudios referentes a la interpretación y cuantificación de estructuras secundarias, que pone en evidencia la baja correlación obtenida de las variables del remodelado óseo al aumentar la edad de los individuos en estudios realizados con huesos del cráneo (Clark, 1987, citado en Crowder, 2009; Cool *et al.*, 1995; Crowder, 2009; Curtis y Nawrocki, 2010; Cho y Hwang, 2012; Gocha *et al.*, 2018)

5.2.2. Diferencias entre huesos a nivel intraindividual

En las secciones histológicas del adulto joven de AL fue posible analizar en detalle la variación histomorfológica y la extensión de los tejidos en diferentes puntos de los huesos de un mismo cráneo. La variación histomorfológica resultó similar comparando los puntos de hueso homólogos de cada lado. Sin embargo, se puede destacar que la presencia y extensión del tejido *LAM*, así como la complejidad general del hueso compacto reticular parece diferir entre los huesos de un mismo individuo y entre diferentes puntos en cada hueso debido también al grado de remodelado. Como ejemplo de ello, en la lámina externa del hueso parietal de las muestras C3 y C7, de la región del hueso media y anterior

(véase Fig. 5.3) se observaba que el tejido *LAM* aparecía ocupando una mayor extensión –aunque no se dispone de mediciones exactas de ello– en detrimento de la localización de una menor observación de estructuras del remodelado en estas regiones.

Los húmeros de SN fueron incluidos en la presente tesis con el objetivo (2.2) de comparar la variabilidad histología entre huesos del cráneo y de huesos largos –húmeros– para evaluar si existían diferencias histomorfológicas, como reflejo de la morfología y/o función estructural de los huesos planos frente a huesos largos. La interpretación de la histología de los huesos largos de SN no se ha podido realizar en detalle, debido a las alteraciones histotafonómicas de las muestras analizadas. Sin embargo, se ha podido observar que la disposición general de los tejidos se corresponde con las descritas para huesos largos humanos (Maggiano *et al.*, 2008, 2015, 2016; Goldman *et al.*, 2009; Cambra-Moo *et al.*, 2012, 2014; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012). Se puede señalar la presencia de hueso lamelar en los individuos infantiles localizado en la superficie perióstica del SN102 y en la cortical media en el SN615, que a su vez presenta tejido fibrolamelar en formación muy vascularizado en la cortical externa. En este individuo se han obtenido los valores más altos de vascularización de todos los húmeros analizados (cuantificado en el estudio de los compartimentos, en el capítulo 6). Este complejo fibrolamelar (*FLC*) reflejaría un evento de crecimiento rápido, con la formación de tejido de manera más rápida y cuya matriz de fibras de colágeno mostrará una apariencia desorganizada (con tejido *PF* y *WOV*) (McFarlin *et al.*, 2016), que concuerda con los resultados de Goldman *et al.* (2009) del estudio histológico de fémures no adultos en humanos, en los que establecieron un crecimiento rápido en individuos de edad entre los dos y cuatro años en base a la presencia del tejido fibrolamelar transicional. Si bien estos autores también lo observaron en edades próximas a la pubertad, no se ha podido observar en los húmeros de SN en juveniles o adolescentes.

Sin embargo, la presencia de este evento de crecimiento rápido en el húmero del individuo SN615 (de $1,5 \pm 0,5$ años) no se ha reflejado en los huesos del cráneo (Fig. 5.5B). En la región subperióstica externa e interna de los huesos craneales, el infantil SN615 presentaba tejido *LAM* (véase Fig. 5.5B1-B4), reflejando diferencias en el ritmo de deposición de tejido perióstico entre el húmero (formación rápida) y los huesos del cráneo (*LAM*, formación lenta). Sin embargo, en el cráneo se observaron deposiciones anómalas de tejido fibroso, de apariencia reticular en la superficie endocraneal del frontal y del hueso parietal (véase Fig. 3.9 del apartado 3.2.2, en el capítulo 3), localizadas en la

periferia de los huesos, y que por tanto no se situaban en las regiones analizadas histológicamente. Además, en este individuo se observó la presencia de fenómenos porosos en regiones ectocraneales de los puntos de nasion, pterion y asterion. Todas estas observaciones hacen replantear la consideración de la histología del individuo SN615 como variabilidad «normal» del crecimiento de los huesos en un individuo infantil, frente a una posible interpretación de cambio patológico del hueso por la deposición rápida de tejido en la región subperióstica (Schultz, 2012). Por ello se planteará la futura realización de una exploración macroscópica más detallada de todo el esqueleto del individuo SN615, así como la continuación del estudio histológico del fémur –en fase de preparación– con el objetivo de aportar más datos referentes a la variabilidad macro y microscópica de los huesos y contribuir a la interpretación del desarrollo normal o patológico de los individuos de las poblaciones del pasado.

De la comparación de los húmeros de SN con las secciones histológicas del cráneo de cada individuo de esta colección se puede afirmar que la disposición de los tejidos observados es diferente entre los huesos según la unidad anatómica estudiada. Por ello, podemos afirmar que en los individuos no adultos la variabilidad histológica es un reflejo de los diferentes patrones y ritmos de crecimiento de cada tipo de hueso, con procesos de modelado de acuerdo con su forma.

Por otra parte, el hueso endóstico (*ELAM*) de gran extensión observado en la región medular (SN442) concuerda con el tejido que Maggiano *et al.* (2011) denominan como paquete de hueso endóstico –*endosteal lamellar pocket (ELP)*– en el que también describen una disminución del número de osteonas secundarias en esta región, así como la presencia de canales con orientación radial, que identifican como canales de Volkmann, al igual que se ha observado en los húmeros de SN. Estos autores señalan la importancia de este tejido en los estudios del modelado de huesos largos siendo una evidencia de la deriva cortical. Los huesos largos en crecimiento presentan una deriva cortical general del hueso, como parte del proceso de modelado, con formación de tejido y reabsorción en regiones opuestas, incluyendo la superficie subperióstica y endóstica, que mantiene la cavidad medular centrada respecto al eje del hueso (Fig. 5.11) (Maggiano *et al.*, 2011, 2015, 2016; Maggiano, 2012).

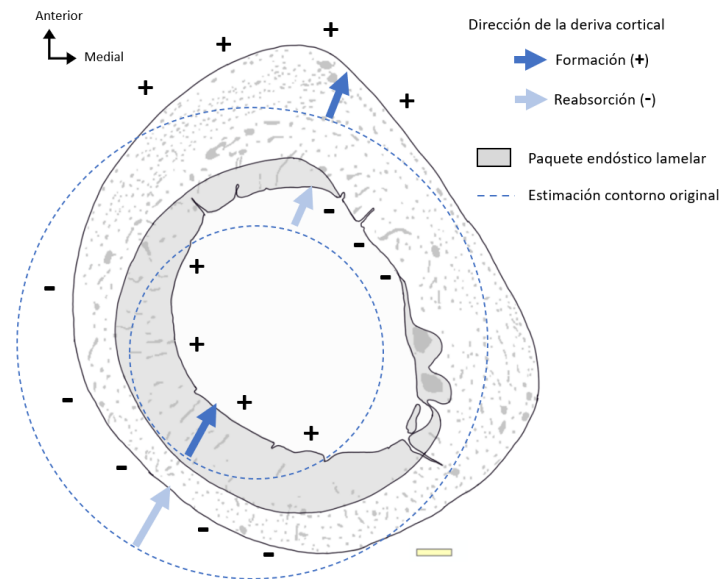


Figura 5.11. Esquema de la dirección de la deriva cortical y formación del paquete endóstico lamelar (ELP) en el húmero a partir de la sección obtenida de SN442. Las flechas indican la dirección del movimiento tomando como referencia un contorno original estimado. (+) Superficie con formación de tejido, (-) superficie con reabsorción tejido. Realizado a partir de Goldman *et al.* (2009) y Maggiano *et al.* (2011). Escala 1 mm.

5.2.3. Breve aproximación a las marcas de crecimiento óseo

Resulta de interés la discusión de la presencia de marcas de crecimiento óseo –*bone growth marks, BGMs*– como las observadas en los huesos del cráneo de algunos individuos, como en el frontal y parietal de SN615 (Fig. 5.5B1-2, 4), en el occipital de SN299 (Fig. 5.7A4), en el frontal de SN595 (Fig. 5.7C4) y occipital de SN142 (Fig. 5.6B1), así como en el húmero de los individuos SN615 (Fig. 5.9) y SN442 (Fig. 5.9E). Aunque la exploración de esta característica no formaba parte del eje vertebrador de la discusión establecida en este capítulo, si parece importante realizar una valoración somera de las implicaciones que conllevan la presencia de estas marcas de crecimiento óseo (*BGM*) en el tejido LAM, observadas en los individuos de SN. Por una parte, el tejido *LAM* se caracteriza por presentar una matriz de fibras de colágeno ordenadas, que han sido depositada a una tasa de deposición lenta, por lo que la presencia de *BGM* reflejará periodos en los que el hueso ha crecido a una tasa de deposición más lenta o incluso no se ha depositado tejido (Castanet *et al.*, 1993; Woodward *et al.*, 2013; Nacarino-Meneses, comunicación personal).

Las tipologías de tejido y su estratificación estructural pueden ser consideradas como un «registro» de los eventos acontecidos durante el desarrollo, así como de limitaciones

ecológicas y biomecánicas de los organismos (de Riquelès *et al.*, 2004). Las marcas de crecimiento óseo (*BGMs*) son consideradas como características histológicas que representan una variación o pausa en la tasa de formación de nuevo tejido óseo (Nacarino-Meneses, 2019; Huttenlocker *et al.*, 2013). Se clasifican en varios tipos, como *annuli*, cuando reflejan un decrecimiento temporal de la osteogénesis, o como líneas de detención de crecimiento –*lines of arrested growth, LAGs*– cuando señalan una pausa en la formación de tejido (Castanet *et al.*, 1993; Huttenlocker *et al.*, 2013; Woodward *et al.*, 2013). Está aceptado en la literatura que la mayoría de *BGMs* representan ciclos anuales de crecimiento en vertebrados, como respuestas fisiológicas a las variaciones ambientales (Chinsamy-Turan, 2005). Sin embargo, en la sección histológica también puede ser identificadas marcas de crecimiento no cíclicas que se han asociado en la literatura con otros eventos claves de la historia de vida, la metamorfosis en anfibios, como líneas de nacimiento en mamíferos (Nacarino-Meneses *et al.*, 2018) o del destete (Castanet *et al.*, 2004). El estudio de las *LAGs* depositadas periódicamente en el tejido esquelético se enmarca en la aproximación de la esqueletocronología. Esta metodología ha sido utilizada muy extensamente en vertebrados ectotérmicos –peces actinoptergios, anfibios y reptiles no aviares– así como en endodermos –aves y mamíferos– en los que se considera el crecimiento como un proceso regular y finito en el desarrollo (Castanet *et al.*, 2004). Sin embargo, estas marcas no han sido extensamente estudiadas en primates y humanos (Schultz, 2001; Castanet *et al.*, 2004;). Han sido identificadas en algunos huesos largos de primates (Castanet *et al.*, 2004; McFarlin *et al.*, 2016) y en humanos actuales (Goldman *et al.*, 2009) y de poblaciones del pasado (Herrmann y Danielmeyer, 1994), incluyendo su presencia en tibias de la colección de AL, analizadas por Cambra-Moo *et al.* (2012), o en un fósil de hueso parietal de humano anatómicamente moderno (Bartsiokas, 2002).

Paralelamente, en huesos largos, y más frecuentemente en tibias, se han descrito otras estructuras como líneas transversales de apariencia radiodensas, que se relacionan con el descenso del ritmo o la parada temporal de crecimiento longitudinal del hueso, que reciben el nombre de «líneas de Harris» –también llamadas *growth arrest lines*–. Su presencia se ha relacionado con episodios o eventos de estrés, malnutrición, de enfermedad o un posible origen psicogénico, por lo que son considerados indicadores de la salud, estatus nutricional o de las condiciones de vida (Lewis y Roberts, 1997; Papageorgopoulou *et al.*, 2011).

Sin conocer en detalle la naturaleza de las líneas observadas podemos considerar que los individuos de SN, al igual que las tibias estudiadas por Cambra-Moo *et al.* (2012) del osario de AL, provienen de colecciones de origen medieval y la posible dependencia de poblaciones del pasado a las condiciones medioambientales ha sido descrita previamente por numerosos autores. Los individuos de estas poblaciones han podido estar sometidos, desde etapas tempranas del desarrollo, a intensas fluctuaciones ambientales que hayan podido condicionar la disponibilidad de alimentos y la malnutrición. Estos eventos podrían haber quedado registrados en los huesos reflejando cambios en la tasa de deposición de tejido, relacionados con la presencia de fenómenos porosos, las líneas de Harris en huesos largos o la hipoplasia del esmalte en dientes (Lewis y Roberts, 1997; Schultz, 2001; Papageorgopoulou *et al.*, 2011). En los cráneos de la colección de AL y SN se han identificado algunos de estos caracteres de interés patológico (CIP). Los tres cráneos de AL han presentado hipoplasia del esmalte, mientras que en la colección de SN se ha observado en nueve individuos, que comprenden todos los juveniles y adolescentes. Por otra parte, la cribra orbitaria –presencia de porosidad en el techo de la órbita–, ha sido descrita en el individuo en la niñez AL20022, y en cuatro individuos de SN –en los juveniles SN442 y SN248.1 y en los adolescentes SN595 y SN142–. Sin embargo, la identificación e interpretación de estas marcas de crecimiento en el tejido lamelar (*LAM*) es compleja, por la similitud y frecuentes malinterpretaciones con las lamelas del denominado sistema fundamental externo (*EFS*) (Horner, *et al.*, 1999; Nacarino-Meneses *et al.*, 2016), cuya aparición se relaciona con el descenso de la velocidad de crecimiento cuando el animal alcanza el tamaño adulto (Chinsamy-Turan, 2005; Huttenlocker *et al.*, 2013). Además, con las evidencias actuales no podemos determinar la naturaleza de su deposición en los individuos analizados de SN, su posible estacionalidad o periodicidad de aparición o la influencia de algún tipo de estrés.



Capítulo 6

COMPARTIMENTALIZACIÓN

Cartografiando la
microestructura

6. COMPARTIMENTALIZACIÓN:

Cartografiando la microestructura

6.1 Resultados

En este capítulo se ha realizado una aproximación a la organización microanatomica a través del análisis de la compartimentalización de las secciones histológicas de huesos de los individuos seleccionado de cada colección en diferentes etapas del desarrollo, abordando con ello el objetivo 3.1, es decir, comprobar si la extensión de los compartimentos –meso y microestructurales– varían a nivel individual –entre los huesos frontal, parietal y occipital del cráneo, y los húmeros– y entre individuos de diferentes edades.

Además, se ha realizado un análisis espacial de la sección considerando dos mitades: sección media externa ectocraneal (SME) y sección media interna o intracraneal (SMI), desarrollando así el objetivo 3.2, es decir, la comparación con la clásica organización mesoestructural de la sección de los huesos del neurocráneo en tres capas de tejido –tabla externa, interna y diploe–. Estas secciones medias se obtuvieron estimando la línea media de la sección completa generada a partir del cálculo de múltiples puntos medios del espesor entre las dos superficies, realizando la medición de manera perpendicular a la superficie ectocraneal (véase la representación en la Fig. 3.15C1-C2, del capítulo 3). En aquellas secciones histológicas en las que parte de la región de la superficie de la lámina externa o interna no se había preservado se realizó el cálculo de los compartimentos a partir del área de sección resultante de la resta de esta área rota.

Los resultados obtenidos del análisis de la compartimentalización de las secciones histológicas están incluidos en el Anexo 6: Anexo 6A huesos del cráneo de los individuos de la colección de Almansa (AL); Anexo 6B huesos del cráneo de los individuos de la colección de San Nicolás (SN) y del Portillo de las Cortes (MC2296); Anexo 6C datos de los húmeros de los individuos de la colección de SN.

6.1.1. Compartimentalización de los cráneos de la colección de Almansa

- **Huesos perinatales: frontal izquierdo, parietal derecho y escama del occipital**

Con el objetivo de comprender cómo se organizan los compartimentos en los huesos del neurocráneo en las primeras etapas de la vida, se realizó la cuantificación de la sección completa del corte transversal para cada sección histológica de los huesos perinatales de la colección de AL. En líneas generales se puede señalar que se observaron diferencias respecto a la extensión del área mineral y de la vascularización entre los huesos del neurocráneo (Fig. 6.1A) siendo el occipital el hueso perinatal con mayor área mineralizada (MA) –más de un 80 %– mientras que el parietal fue el hueso que presentó mayor vascularización (VASC) –superior al 34 %–.

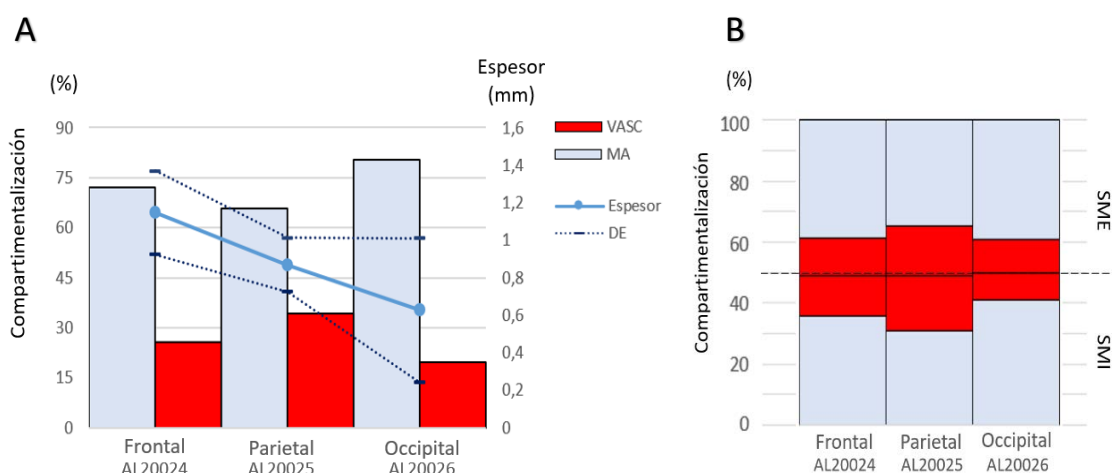


Figura 6.1. Compartimentalización de los huesos perinatales. Frontal AL20024; parietal AL20025 y occipital AL20026 de la colección de Almansa (AL). A) Valores de la sección completa. En el eje de la izquierda: porcentajes (%) para el área mineralizada (MA, en azul) y para los espacios no mineralizados vasculares (VASC, en rojo). En el eje de la derecha, representación del espesor medio (mm) de la sección de cada muestra (línea continua azul) y desviación estándar (línea discontinua azul oscura). B) Distribución de los compartimentos, considerando la división en dos regiones: sección media externa (SME) y la sección media interna (SMI). La línea discontinua negra señala el valor del 50 %.

En el caso del frontal (AL20024) y del parietal (AL20025) se obtuvieron áreas de la sección similares en tamaño –55,59 mm² en el frontal y 58,37 mm² en el parietal–, mientras que el área calculada del occipital (AL20026) correspondía a menos de la mitad –26,18 mm²–. Debemos considerar que la escama se encontraba parcialmente rota con ausencia de algunos fragmentos. El espesor registrado de los huesos resultó próximo al

milímetro siendo el frontal el hueso perinatal con el espesor medio más alto ($1,15 \pm 0,22$ mm). El occipital, que presentaba el menor espesor medio ($0,63 \pm 0,38$ mm), fue el hueso en el que se registró más variación de espesor con mediciones máxima y mínima de 1,36 y 0,056 mm respectivamente. Respecto a los compartimentos cartografiados (Fig. 6.1A), como ya se ha indicado, el hueso occipital presentaba la mayor área mineral –MA 80,37 %–, seguido del frontal con un 72,22 %. Por lo tanto, el parietal es el hueso que mayor VASC presentó con un 34,23 %. Atendiendo a las secciones medias estimadas (Fig. 6.1B) en el frontal y en el parietal el porcentaje de MA fue ligeramente mayor en la SME respecto a la interna –3 % más alto–, mientras que en el occipital la MA resultó mayor en la SMI y la VASC en la SME –ambas un 2 % mayor–.

Como el hueso occipital se encontraba roto en el extremo izquierdo de la sección, se realizó una estimación del área perdida asumiendo la simetría del hueso, extrapolando los datos cuantificados para la región derecha considerada equivalente (en gris en la Fig. 6.2, área ausente: MA 65,61 %; VASC 34,39%). El porcentaje relativo a los espacios vasculares de la región lateral fueron más elevados respecto al área total calculada –área total: VASC 19,63 %; MA 80,37 %–. De esta manera, sumando el área estimada como ausente se obtuvo un área total estimada de $31,78 \text{ mm}^2$, con un valor de los espacios vasculares –VASC 22,23 %– ligeramente mayor respecto al área total de la sección preservada. Después de esta estimación se puede considerar al occipital el hueso que presentaba la mayor área mineralizada –MA 77,77 %– entre los huesos perinatales analizados.

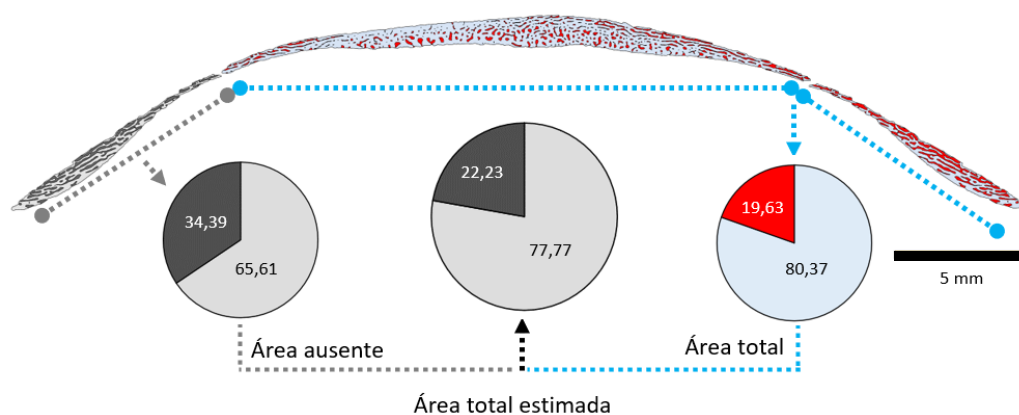


Figura 6.2. Mapa de la compartimentalización de la sección histológica de la escama del occipital perinatal (AL20026) y estimación del área ausente (a la izquierda en gris) para el cálculo del área total estimada de la sección. La vascularización (VASC), está representada en rojo y gris oscuro; el área mineral (MA) en azul y gris claro. La escala, barra negra, representa 5 mm.

- **Niño, adolescente y adulto joven de Almansa**

En segundo lugar, se presentan los resultados de la aproximación al cambio de la configuración microanatómica a partir del estudio preliminar de la compartimentalización en los cráneos de AL de tres edades diferentes –el cráneo del niño (AL20022, de $6 \pm 0,5$ años), del adolescente (AL20023, de $17 \pm 0,5$ años) y del adulto joven (AL20021, 30 ± 5 años)–, que fue publicado por García Gil *et al.* (2016). En esta publicación fueron incluidas tres secciones histológicas de cada cráneo correspondientes a puntos homólogos de cada hueso –frontal B5; parietal D3 o D7; occipital F5 (para la correspondencia de puntos y su localización, véase la Fig. 3.12 del capítulo 3 o el Anexo 2)–.

De manera general, se pueden destacar diferencias entre la extensión de los compartimentos entre los individuos de la colección de AL presentando los huesos del cráneo del niño la mayor vascularización, los huesos del adolescente los registros más reducidos de VASC, mientras que el adulto joven presentaba también una vascularización elevada en los huesos (Fig. 6.3A). En el estudio de la compartimentalización de los huesos del neurocráneo del niño se obtuvo un valor medio de 66,97 % de MA y un 33,03 % correspondiente a la VASC. En el caso de las secciones histológicas del adolescente –SN20023– los tres huesos alcanzaron los valores más altos de MA –el valor medio en los tres huesos fue de 85,42 %– y los valores más bajos de VASC –valor medio de 14,58 %–. En el cráneo del adulto joven se obtuvo el valor medio de MA más bajo –60,73 %– considerando los individuos de AL.

Además, en los tres individuos el frontal resultó el hueso con mayor vascularización aumentando hacia la región posterior occipital (Fig. 6.3A). En los huesos del niño se apreciaron grandes diferencias relativas a la distribución de los compartimentos entre las tres secciones analizadas –correspondientes a los puntos B5 del frontal, C7 en el parietal derecho y punto F5 del occipital–. El área mineral (MA) representaba en el frontal y el parietal, una amplia extensión en la sección –74,07 y 70,75 %– mientras que en el occipital representaba un valor menor –MA 56,10 %–. En el occipital, por tanto, se alcanzó el valor más alto de VASC entre los huesos del niño –43,90 %–, que representaba casi el doble del porcentaje registrado en las otras dos secciones –frontal 25,93 % y parietal 29,25 %–. Al igual que se observó en el individuo en la niñez, la sección del hueso frontal (punto B5) del adolescente fue la que presentaba una mayor área mineralizada –MA 88,49 %–, con un mayor porcentaje de VASC en las secciones del

parietal –16,96 %– y del occipital –15,26 %–. En los huesos del adulto joven, la vascularización estaba muy extendida en la sección de los tres huesos alcanzando los valores más altos de VASC registrados entre los tres individuos en las secciones histológicas del frontal (VASC 37,19 %) y del parietal D3 (38,91 %).

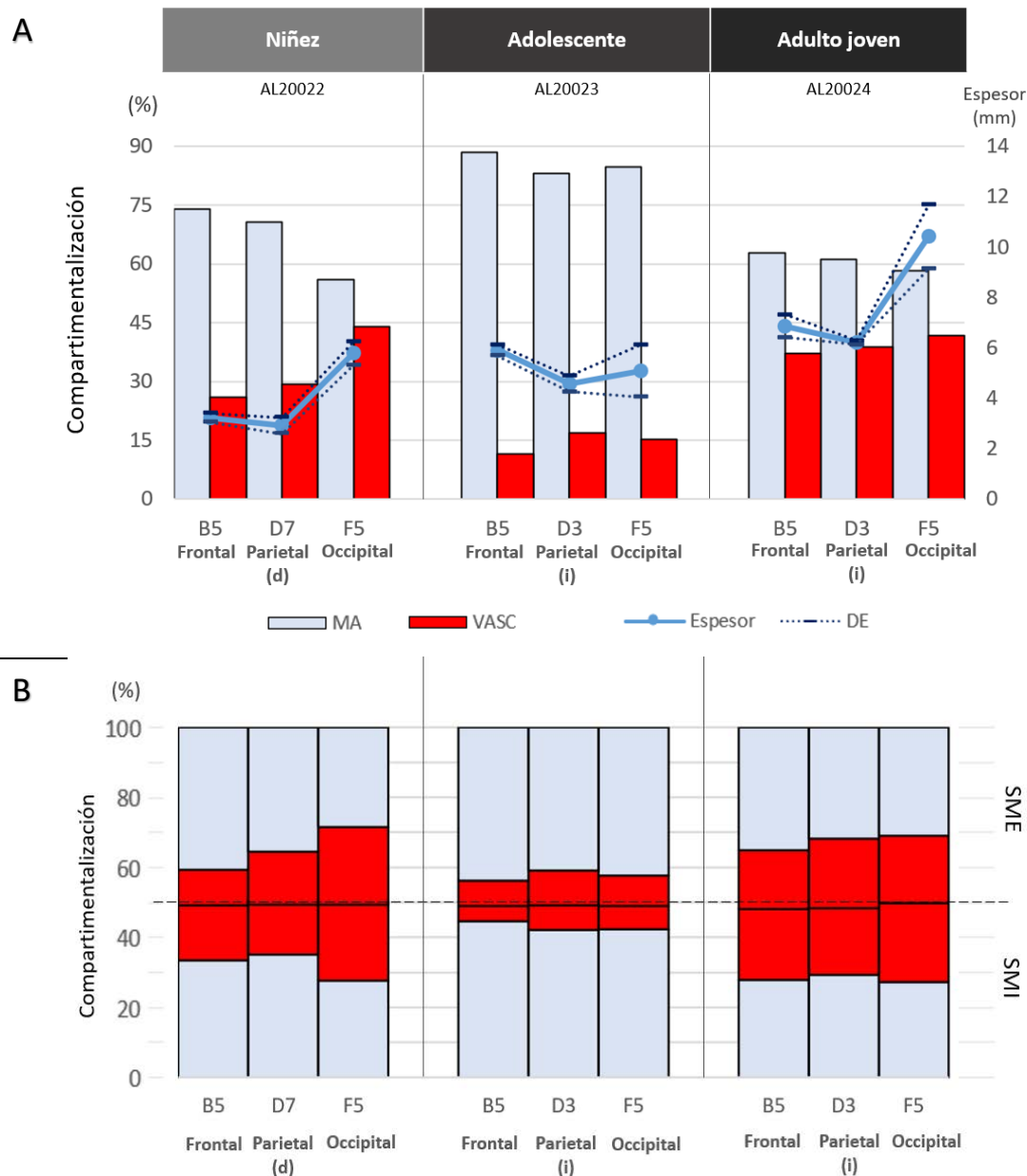


Figura 6.3. Compartimentalización de los huesos frontal, parietal y occipital de los individuos que se encuentran en la niñez –AL20022–; adolescente –AL20023– y adulto joven –AL20021– de la colección de Almansa (AL). A) Valores de la sección completa. En el eje de la izquierda: porcentajes (%) del área mineralizada (MA, en azul) y espacios no mineralizados vasculares (VASC, en rojo). En el eje de la derecha: representación del espesor medio (mm) de cada sección histológica (línea continua azul) y desviación estándar (línea discontinua azul oscura). B) Distribución de los compartimentos considerando la división en dos regiones: sección media externa (SME) y la sección media interna (SMI). La línea discontinua negra señala el valor del 50 %. En los huesos parietales, derecho (d) e izquierdo (i).

El cálculo del espesor medio de cada sección ha sido completado respecto al publicado en el artículo de García Gil *et al.* (2016) realizando 20 mediciones por sección histológica para seguir el mismo procedimiento en todas las secciones histológicas analizadas en esta tesis (véase la representación en la Fig. 3.15C2, del capítulo 3). Los resultados obtenidos reflejan que los espesores también variaban notablemente entre los huesos (Fig. 6.3A, líneas azules). Mientras que en el frontal y parietal del cráneo del niño se obtuvo un valor medio de 3,22 y 2,91 mm respectivamente, en el occipital se registró casi el doble de espesor medio –5,79 mm–. En relación con el espesor medio de las secciones en los huesos del adolescente se observó una tendencia diferente respecto al individuo en la niñez. El valor medio del espesor más alto se obtuvo en el frontal –5,91 mm–, mientras que el espesor más bajo se registró nuevamente en el parietal –4,58 mm–. Las mediciones del espesor en el hueso occipital –5,09 mm– presentaron una elevada disparidad con valores extremos registrados de 4,47 y 6,75 mm. En los huesos del cráneo adulto, los resultados de los espesores medios obtenidos fueron mayores respecto a los individuos no adultos para cada punto analizado –frontal 6,87 mm; parietal izquierdo 6,21 mm; occipital 10,42 mm–. A su vez, y de manera similar a lo observado en el adolescente, en el occipital se registró un rango amplio entre las mediciones del espesor analizado, con un valor mínimo de 7,82 mm y máximo de 12,59 mm.

Del análisis la distribución de los compartimentos considerando las secciones medias externa e interna (Fig. 6.3B) en el cráneo del niño se observó que la MA se encontraba en mayor proporción en la SME en los tres huesos, así como un mayor porcentaje de VASC en las correspondientes SMI. Los valores de la distribución obtenidos en el parietal y occipital fueron similares, si bien es remarcable el valor obtenido en el frontal con un ~ 7 % más de área mineral localizado en la SME –MA 40,72 %, respecto al 33,35 % en la SMI–. En este hueso, la VASC se distribuyó en mayor proporción en la SMI –15,76 %, frente al 10,17 % en la SME–. Por otra parte, en el adolescente los tres huesos presentaron un mayor porcentaje de VASC en la SME y una notable mayor área mineral en la SMI en el frontal y el parietal. Son destacables los valores de vascularización obtenidos en el frontal, en el que un 7,13 % de la VASC –de un total de 11,51 %– se localizó en la SME; así como los valores de la VASC en la SME del parietal, en el que se registró un 10,03 % del total de espacios vasculares cuantificados –16,96 %–. Por último, en las tres secciones histológicas del adulto consideradas, el MA se encontró distribuido en mayor extensión

en la SME y la VASC ocupó un área mayor en la SMI. En la sección del parietal, la distribución de los compartimentos resultó homogénea entre las dos secciones, mientras que en el frontal el MA registrada fue mayor en las SME –35,05 %, respecto al 27,76 % en la SMI– y se obtuvo un 20,37 % de la VASC en la SMI frente al restante 16,82 % en la SME. En el occipital se obtuvo un resultado similar, pero con una diferencia inferior entre las secciones medias, con una mayor proporción de MA en la SME –30,94 % frente al 27,30 % en la SMI– y mayor proporción de VASC localizada en la SMI –22,40 % frente al 19,31 % en la SME–.

- **Variación intraindividual: adulto joven**

Para comprender la variación a nivel individual de los compartimentos se analizaron las 22 secciones histológicas realizadas en diferentes puntos de los huesos frontal, parietales, y occipital del adulto joven AL20021 (véase el esquema del Anexo 3). Los resultados de la compartimentalización de las secciones, así como los espesores de cada sección histológica aparecen representados en el Anexo 6A y en la Fig. 6.4 la sección completa y Fig. 6.5 considerando las secciones medias, externa e interna. Para facilitar la localización de cada muestra en el cráneo se utilizará la nomenclatura de coordenadas por filas, A-G en sentido anteroposterior– y columnas de 1 al 7 de izquierda a derecha (véase la Fig. 3.12 en el capítulo 3 o Anexo 2).

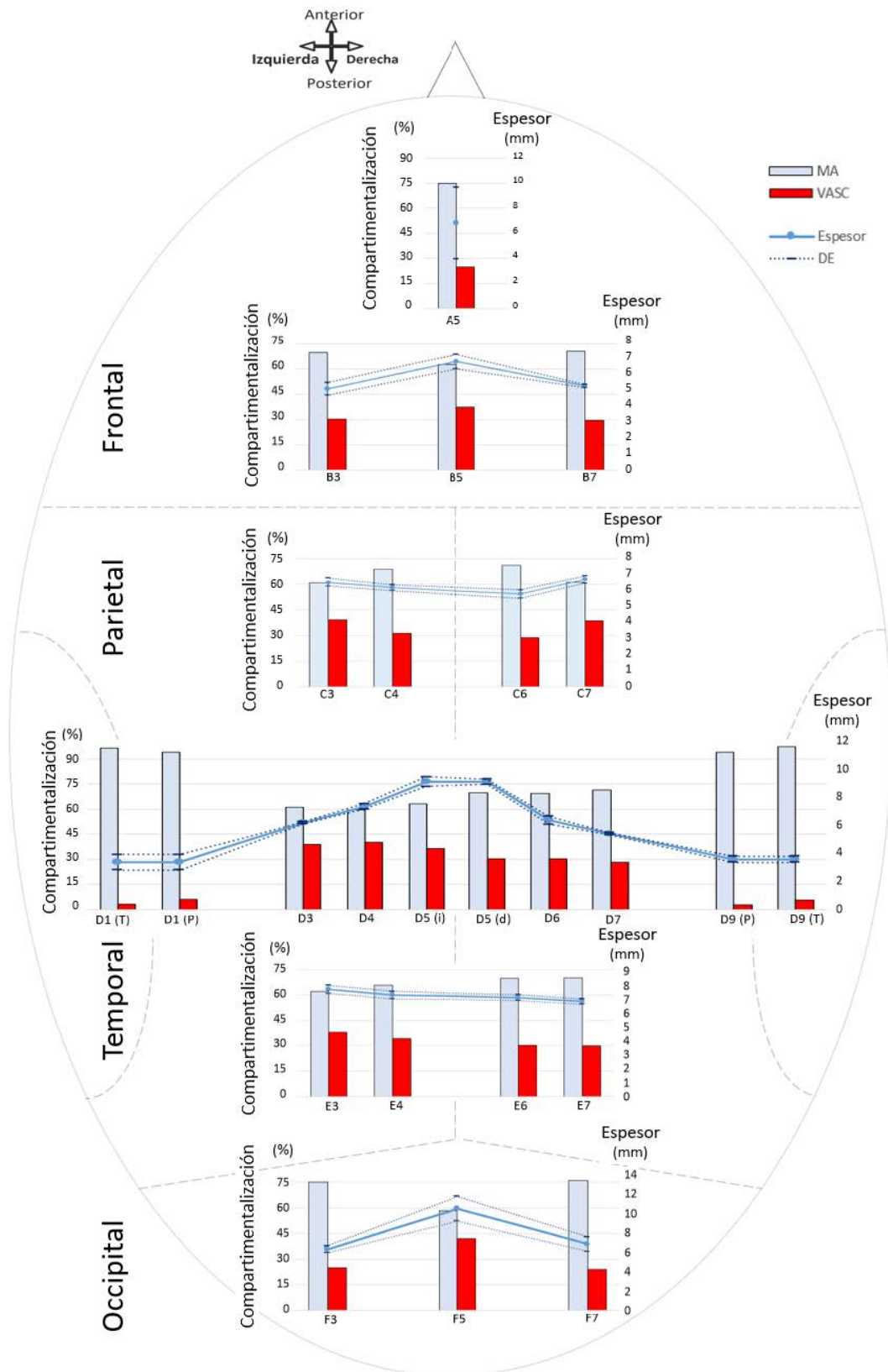


Figura 6.4. Proporciones de la compartimentalización de las 22 secciones histológicas del cráneo adulto joven de Almansa (AL20021) de los huesos frontal, parietales y occipital, y las suturas temporoparietal y sagital, representadas por filas. Porcentaje de área mineral (MA, en azul), vascularización (VASC, en rojo) representados en el eje de la izquierda. En el eje de la derecha, el espesor medio (línea continua azul) y la desviación estándar (línea discontinua azul oscura) de cada sección histológica (mm).

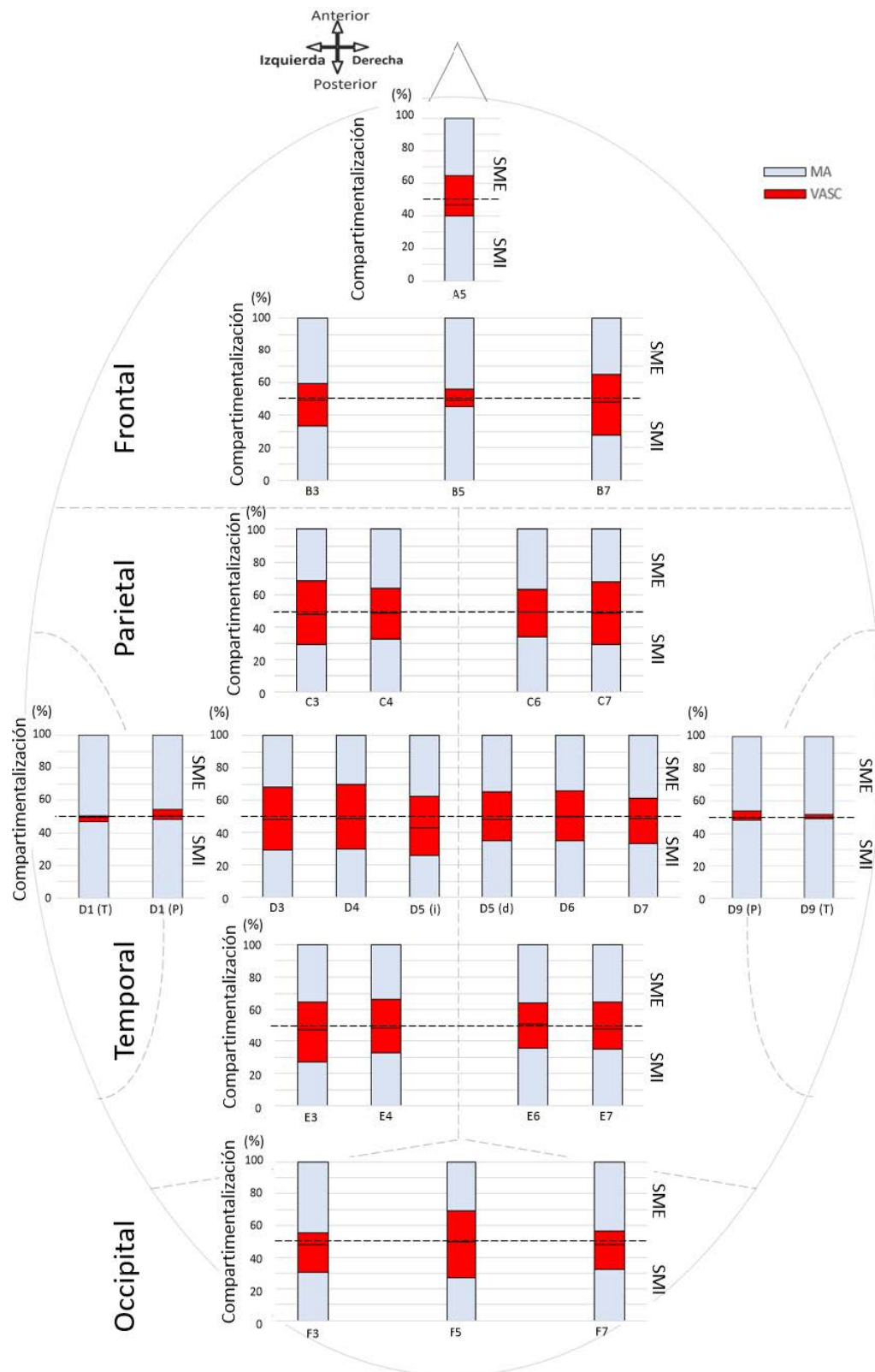


Figura 6.5. Distribución de los compartimento de las 22 secciones histológicas del cráneo adulto joven de Almansa (AL20021) de los huesos frontal, parietales, occipital y las suturas temporoparietal y sagital considerando la división en dos regiones: sección media externa (SME) y sección media interna (SMI). Porcentaje (%) de área mineral (MA) en azul; vascularización (VASC), en rojo. La línea discontinua negra señala el valor del 50 %.

• Frontal

En el hueso frontal se analizaron cuatro secciones histológicas de diferentes puntos. De los resultados obtenidos de la compartimentalización se observó que en el hueso frontal las muestras impares, que corresponden a la columna central, presentaron mayores áreas de sección –A5: 123,76 mm²; B5: 122,06 mm²– respecto a las dos laterales –izquierda B3: 87,71 mm²; derecha B7: 92,57 mm²–, así como un mayor espesor medio entre la columna central y los laterales, obteniendo un valor similar en ambas secciones histológicas –A5: 6,81 mm y B5: 6,87 mm–, si bien la muestra más anterior (punto A5) presentaba una notable diferencia entre los valores obtenidos –DE = 2,84 mm–. Estos datos están relacionados con la presencia del relieve endocraneal de la cresta sagital del frontal en esa región. En esta sección se obtuvo el valor máximo –14,51 mm– y mínimo –3,96 mm– registrado considerando todas las muestras del cráneo exceptuando las muestras de las suturas temporoparietal. Para el cálculo de los compartimentos se debe señalar que la cresta sagital interna en la muestra A5 se fragmentó durante el proceso de extracción de bloques del cráneo, por lo que el área de la sección –123,76 mm²– se obtuvo restando el valor calculado para el área rota –10,52 mm²– al área total que representaba la sección.

A partir del análisis de la variación del porcentaje del tejido mineralizado (MA) y los espacios vasculares (VASC) (Fig. 6.4) se obtuvo que la VASC aumentaba hacia la región posterior sagital del frontal, aumentando por tanto la MA hacia la región anterior y lateral. La muestra sagital posterior (B5) presentaba el mayor porcentaje de VASC para el hueso frontal –37,19 %–. La sección histológica lateral derecha (B7) presentaba el porcentaje más alto de MA, entre las secciones de la fila B –MA para B3: 69,66 %; MA para B7: 70,35 %–. El mayor porcentaje de MA en el hueso frontal se registró en la sección impar anterior –A5: MA 75 %–, correspondiente a la región más anterior y sagital del frontal, hacia el punto nasion.

Los resultados del análisis de la distribución de los compartimentos a partir de las secciones medias obtenidas (Fig. 6.5) mostraron que en las tres muestras posteriores del frontal –correspondientes a la fila B–, se registró una mayor proporción de MA en la correspondiente SME y, por tanto, un mayor porcentaje de VASC localizado en la SMI. Los valores más dispares entre SME y SMI correspondieron a la muestra lateral izquierda (B3), en la cual un 38,54 % de MA total –69,66 %– se obtuvo en la SME.

Respecto a la VASC, casi dos terceras partes se localiza en la SMI en esta sección B3 –18,07 % del 30,34 % total–. La muestra del punto A5 sagital –más anterior– presentó un mayor porcentaje del MA localizado en la SMI –39,95 % del total 75 %– y una mayor proporción de VASC en la SME –18,28 % del 25 % total–. Hay que considerar que esta muestra presentaba un área rota en la que no se pudo cuantificar los compartimentos, lo que podría condicionar los datos obtenidos.

• **Parietales**

De los parietales izquierdo y derecho del adulto se analizaron un total de 12 secciones histológicas –seis de cada lado– así como tres secciones histológicas de suturas adicionales que incluyeron hueso parietal. Todos los huesos presentaron un área de sección calculada superior a 100 mm², exceptuando la sección del parietal izquierdo C4 –área 98,79 mm²–. La mayor área registrada resultó ser la sección del parietal izquierdo D4 –área 141,03 mm²–. Del análisis de las secciones histológicas correspondientes al parietal izquierdo, los espesores medios obtenidos variaron entre los 6,19 mm (punto C4) y 7,62 mm (E3). Por otro lado, en las secciones del parietal derecho se registraron valores inferiores respecto a los obtenidos en el lado izquierdo, con un espesor medio de 5,43 mm (D7) y 7,04 mm (E6). Si se analizan los valores del espesor obtenidos en cada punto con el correspondiente del lado opuesto –pares de muestras por puntos analizados: fila anterior C3-C7, C4-C6, fila media D3-C7, D4-D6, fila posterior E3-E7, E4-E6–, en cinco de los seis pares de secciones histológicas el lado izquierdo presentó un valor del espesor medio mayor, a excepción del par de secciones C3-C7 en la que la muestra derecha C7 presentaba un valor del espesor ligeramente mayor frente al obtenido en la muestra izquierda C3 (6,70 y 6,54 mm respectivamente). De manera general, al considerar ambos lados conjuntamente se observó que para el lado izquierdo se obtuvo una menor extensión de área mineral y, por tanto, mayor vascularización respecto al lado derecho (Fig. 6.4). La variación entre los porcentajes de MA y VASC obtenidos en el parietal izquierdo se encontraron entre valores de 59,64 % MA y 40,36 % VASC en la sección del punto D4 y de 68,72 % MA y 31,28 % VASC en C4; mientras que para el parietal derecho se obtuvo una relación de MA y VASC entre 61,28 % y 38,72 % en la muestra C7, frente al 71,53 % y 28,47 % en D7. Comparando cada sección histológica con su par opuesto, los resultados mostraron que todas las muestras del lado derecho presentaban valores mayores de MA –y, por tanto, en el lado izquierdo las secciones presentaron mayor valor de la VASC en los seis pares de secciones estudiadas.

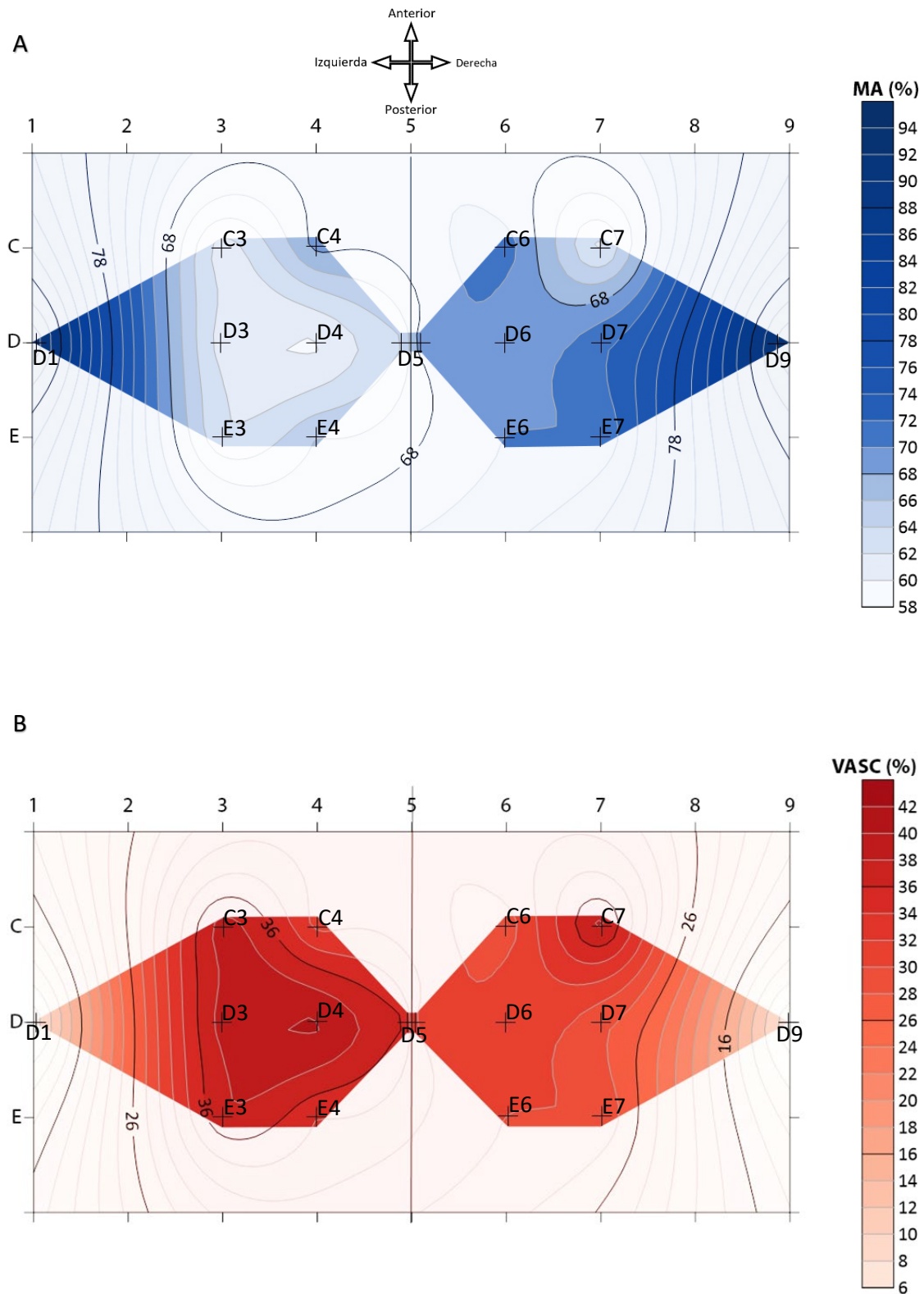


Fig. 6.6. Mapas de la distribución de la compartimentalización de las secciones histológicas parietales del adulto joven de Almansa (AL20021). A) Área mineral (MA %, en azul) y B) espacios vasculares no mineralizados (VASC %, en rojo). La localización de las muestras aparece representada por cruces (+). La posición corresponde a las coordenadas por filas (C–D) y columnas (1–9).

De los resultados de la variación de los compartimentos en las secciones histológicas de cada lado no se observó una variación simétrica entre los porcentajes de compartimentalización para todos los puntos, si bien se puede señalar algunas concordancias. En la Fig. 6.6 se observa una representación de la variación espacial de los compartimentos –Fig. 6.6A, MA (en azul) y Fig. 6.6B, VASC (en rojo)– en un mapa de contornos para los dos parietales, en el que se consideraron también los valores de la porción de hueso parietal de las muestras de las suturas –temporoparietal D1 y D9, y sagital D5–. Las áreas en color corresponden a las regiones de los puntos analizados y en las regiones sin colorear, las líneas en los mapas representan la predicción estimada por la interpolación de Kriging (véase el apartado 3.4.4 del capítulo 3). Las dos regiones que presentaban mayor VASC correspondieron a las secciones histológicas del punto medio sagitales –el par D4 y D6– y las muestras del punto medio anterior –el par C3 y C7–.

En las secciones histológicas más sagitales–correspondientes a la columna 4 del parietal izquierdo –C4, D4, E4– y la columna 6 del lado derecho –C6, D6, E6–, la sección medial de cada lado –D4 y D6– presentaba un valor menor de MA en relación con la respectiva muestra anterior –C4 y D6– y posterior –E4 y E6–. A su vez, también presentaban un valor menor de MA comparado al obtenido en la sección histológica del punto medio –D3 y D7 para cada lado respectivamente–. En concreto, encontramos que a la sección histológica del punto D4 le corresponde el mayor valor de VASC –40,36 %– obtenido para todas las muestras parietales, y por otra parte la muestra del punto D7 del parietal derecho presentaba el valor más alto de MA –71,53 %– obtenido para las secciones parietales.

A su vez, el valor del MA de la sección histológica sagital posterior –puntos E4 y E6– es menor respecto a la correspondiente sección sagital anterior de cada lado –puntos C4 y E6, respectivamente–, siendo además la muestra C4 la que presenta un mayor porcentaje de MA –68,72 %– en el parietal izquierdo. La sección histológica anterior de cada lado –puntos C3, C7– presentaba porcentajes menores de MA respecto a las otras dos secciones histológicas de su columna – puntos D3 y E3, D7 y E7–, y a su vez un menor valor comparado con el porcentaje obtenido en la sección histológica anterior contigua –punto C4 del lado izquierdo y C6 del derecho–. En la muestra C7 se obtuvo el valor más alto del porcentaje VASC para el parietal derecho –38,72 %–.

Como ya se ha comentado anteriormente, en el parietal derecho se representaron mayores áreas en azul más oscuro reflejando un mayor porcentaje del MA en las secciones (Fig. 6.6A) mientras que la VASC aparece con mayores valores (en rojo más oscuro) en el parietal izquierdo (Fig. 6.6B).

Si analizamos la distribución de los porcentajes de los compartimentos de las secciones medias obtenidas (Fig. 6.5), en todas las secciones el porcentaje que representa la SME es mayor respecto a la SMI. En todas las secciones analizadas la MA se extiende ocupando más área en la SME, exceptuando la muestra del parietal derecho D6. Se registró en el parietal derecho una mayor proporción en la SME respecto a la interna en cuatro de las secciones –puntos C3, D3, D4 y E4– para los valores de la VASC en cada sección medial. Respecto al derecho, se obtuvo mayor porcentaje de VASC en la SME en tres de las muestras –C7, D6, y E6–.

De esta manera, en el parietal izquierdo las secciones histológicas de los puntos C4 y E3 son las que presentan un valor de MA de la SME mayor respecto a la SMI. Para C4 –MA total: 68,72 %–, la SME estaba representada por un 36,21 % frente al 32,51 % para la SMI. Para E3 –MA total: 62,16 %– un 35,41 % de MA corresponde a la SME y un 26,75 % a la SMI.

Se obtuvo una relación similar en el parietal derecho para las secciones opuestas a estas dos secciones histológicas: puntos C6 y E7 respectivamente. Para C6 –MA total: 71,12 %–, la MA se encuentra distribuida en un 37 % en la SME y el 34,12 % en la SMI. En la sección del punto E7 –MA total = 70,16 %– obtenemos un 38,48 % en la SME y un 31,68 % en la SMI. En esta muestra, es también destacable la diferencia obtenida para el valor de VASC –29,84 % total–, obteniendo un valor mayor en la SMI, de 17,86 %, frente al de la SME del 11,98 %.

A su vez, en el parietal derecho, en la sección histológica del punto D7 también se obtuvo mayor porcentaje de MA en la SME –MA total: 71,53 %–, con un valor del MA del 38,60 % frente al 32,93 % en la SMI. Respecto a la distribución de la VASC –28,47 %–, se registró un valor de mayor en la SMI –15,67 %– respecto al de la SME –12,80 %–.

Por otra parte, la sección histológica del punto D6 –MA total: 69,54 %– es la única en la que se registró un porcentaje ligeramente mayor de MA en la SMI –35,12 %– respecto

al valor de la SME –34,42 %– El porcentaje de VASC calculado –30,46 % total– para la SME es mayor que el obtenido para la SMI –15,63 % y 14, 83 % respectivamente–.

• **Occipital**

En el adulto joven de AL –AL20021– se analizaron tres secciones histológicas en el hueso occipital –puntos F3, F5 y F7–. Entre estas secciones histológicas se encuentra la que mayor área de sección se registró de todo el cráneo (199,41 mm²), que corresponde al punto impar F5. Además, fue la sección que mayor porcentaje de VASC presentaba de todas las muestras del cráneo analizadas (41,71 %). Los espesores medios obtenidos en las tres secciones muestran una diferencia considerable entre las secciones laterales –F3: 6,25 mm; F7: 6,79 mm) y la muestra medial, que también presenta el valor medio más elevado de todo el cráneo (F5: 10,42 mm). Esta muestra refleja una gran disparidad entre los valores de espesor registrados en la sección con valores mínimo y máximo comprendidos entre 7,82 mm y 12,59 mm.

Las muestras laterales –F3 y F7– presentaron un porcentaje mucho mayor de MA, siendo a su vez la muestra del lado derecho (F7) la que mayor porcentaje de MA se registró –76,06 %– de las secciones histológicas del cráneo analizadas, sin considerar las muestras de las suturas temporoparietales (Fig. 6.4).

Se obtuvo un mayor porcentaje de MA en la SME, respecto al de la SMI (Fig. 6.5) en las tres secciones histológicas del occipital. A su vez, en relación con la distribución de la VASC, esta se ha encontrado en mayor proporción en la región de la SMI para las tres secciones. Es destacable la diferencia obtenida para ambas variables entre la SME y la SMI en las muestras laterales. Para la sección histológica del punto F3 –MA total 74,89 %– se registró un valor de MA para la SME del 44,41 % y 30,48 % en la SMI. En esta sección histológica, en la SMI se localizó un 17,57 % de la VASC total –25,11 %–, frente al 7,54 % localizado en la SME. De manera similar, para la muestra del punto F7 el 43,73 % de la MA se situó en la SME, y un 32,33 % en la SMI. Los espacios no mineralizados o vasculares –VASC total: 23,94 %– se localizaron en mayor proporción en la SMI con un valor de 15,37 % frente al 8,57 % obtenido en la SME.

• **Suturas temporoparietal y sagital**

Entre las muestras analizadas se incluyeron tres secciones histológicas que correspondían a zonas de suturas entre dos huesos. Por una parte, se analizaron dos

muestras de la sutura temporoparietal –izquierda D1 y derecha D9– que incluían una porción del extremo de la escama del temporal y del hueso del parietal. Los porcentajes de compartimentalización se calcularon para cada porción de hueso que conformaban la sutura por separado.

El espesor medio se calculó midiendo conjuntamente los dos huesos de la sutura temporoparietal de cada lado. En estas secciones histológicas se obtuvo el menor espesor medio registrado en todo el cráneo –3,40 mm en D1; 3,61 mm en D9–. Las áreas de sección correspondientes a cada hueso, temporal o parietal fueron similares en ambos lados. La escama del temporal representaba un área en D1 de 10,44 mm² y en D9 10,41 mm². Las áreas de los parietales abarcaron 54,80 mm² en D1 y 59,28 mm² en D9. A partir de la evaluación de los valores obtenidos de la compartimentalización se comprobó que los huesos de estas secciones histológicas presentaban los valores de MA más elevados del cráneo –con valores mayores de 90 %–. El valor más alto que se obtuvo fue el de la sección histológica del lado derecho en D9, cuya escama del temporal presentó un valor de MA de 97,28 % y la sección del parietal un 94,17 %.

De la realización del cálculo de las secciones medias se obtuvo que para la sutura temporoparietal izquierda D1, en la porción de hueso temporal un 49,61 % del MA total –96,69 %– se ha localizado en la SME. La VASC –3,31 % total– representó un 2,25 % de la SMI. Sin embargo, en la porción del parietal de esta sutura la MA se localizó en mayor proporción en la SMI –un 48,30 % del 93,97 % total–. La VASC obtuvo mayor valor en la SME –4,06 %, del 6,03 % total–. A su vez, en la sección histológica de la sutura del lado derecho D9 en el temporal la MA se localizó en mayor porcentaje en la SMI –49,11%, del total 97,28 %–, mientras que la VASC, de la que se ha registrado un valor muy bajo –2,72 % total– aparece en mayor porcentaje en la SME con un valor de 1,64 % respecto a la SMI con un 1,08 %. En la sección del parietal, la MA –94,17 % total– también se localizó en mayor proporción en la SMI –48,06 %–, mientras que la VASC –5,83% total– se localizó mayoritariamente en la SME 4,16 %–.

Se analizó la sutura sagital en el punto medio entre los puntos craneométricos del bregma y lambda –punto D5–. La sección de hueso parietal izquierdo representó un área de sección de 86,14 mm², mayor respecto a la sección izquierda de 53,92 mm². Los valores de espesor fueron muy similares entre los parietales de ambos lados, siendo ligeramente mayor el lado izquierdo –9,18 mm– respecto al derecho –9,16 mm–. Los

resultados obtenidos de los valores de MA y VASC señalan que la porción de parietal izquierdo resultó con mayor MA –69,66 %– respecto a la izquierda –63,29 %–. Los valores obtenidos para MA fueron mayores en las secciones de la sutura para ambos lados, si bien la diferencia fue mínima entre los porcentajes del lado derecho –punto D5 derecho MA 69,66 % y punto D6 69,54 %–.

Los valores de las secciones medias obtenidas reflejan que la SME representa en ambos parietales mayor porcentaje obteniendo una gran diferencia en el parietal izquierdo –SME 57,28 %–. En el parietal derecho –SME 51,64 %– se puede destacar la diferencia de distribución de la VASC localizada en mayor proporción en la SME –16,97 % del 30,34 % total–.

6.1.2. Compartimentalización de los restos óseos de la colección de San Nicolás

En los 12 individuos de San Nicolás (SN) analizados cabe recordar que las muestras de los tres huesos fueron elegidas de diferente lado o punto condicionado por la preservación de los huesos. La localización de los puntos puede observarse en la Fig. 3.4, del capítulo 3, así como en el Anexos 4. Todas las muestras de parietal correspondieron al mismo punto (D3 o D7) salvo en el individuo SN371, cuya muestra corresponde al punto medio de la sutura sagital (D5) debido a que la superficie endocraneal en este cráneo se encontraba alterada. Los resultados de la compartimentalización total de la sección y teniendo en cuenta las secciones medias externa e interna –SME y SMI– aparecen en las Fig. 6.7 y Fig. 6.8 respectivamente.

6.1.2.1. Compartimentalización de los huesos del neurocráneo

De los resultados generales obtenidos destacan los elevados valores del MA registrado en las secciones histológicas de los huesos del neurocráneo de los individuos de SN, por encima del 70 % en 29 de las 36 secciones histológicas estudiadas, correspondientes a diez de los 12 individuos. Las excepciones se obtuvieron en el parietal del adolescente SN142 –MA de 67,87 %– y en las secciones histológicas de los tres huesos craneales del infantil SN615 –con una media de 53,84 % de MA y 46,16 % de VASC entre sus huesos– y del adolescente SN595 –con un valor medio de 55,89 % de MA y 44,11 % VASC–.

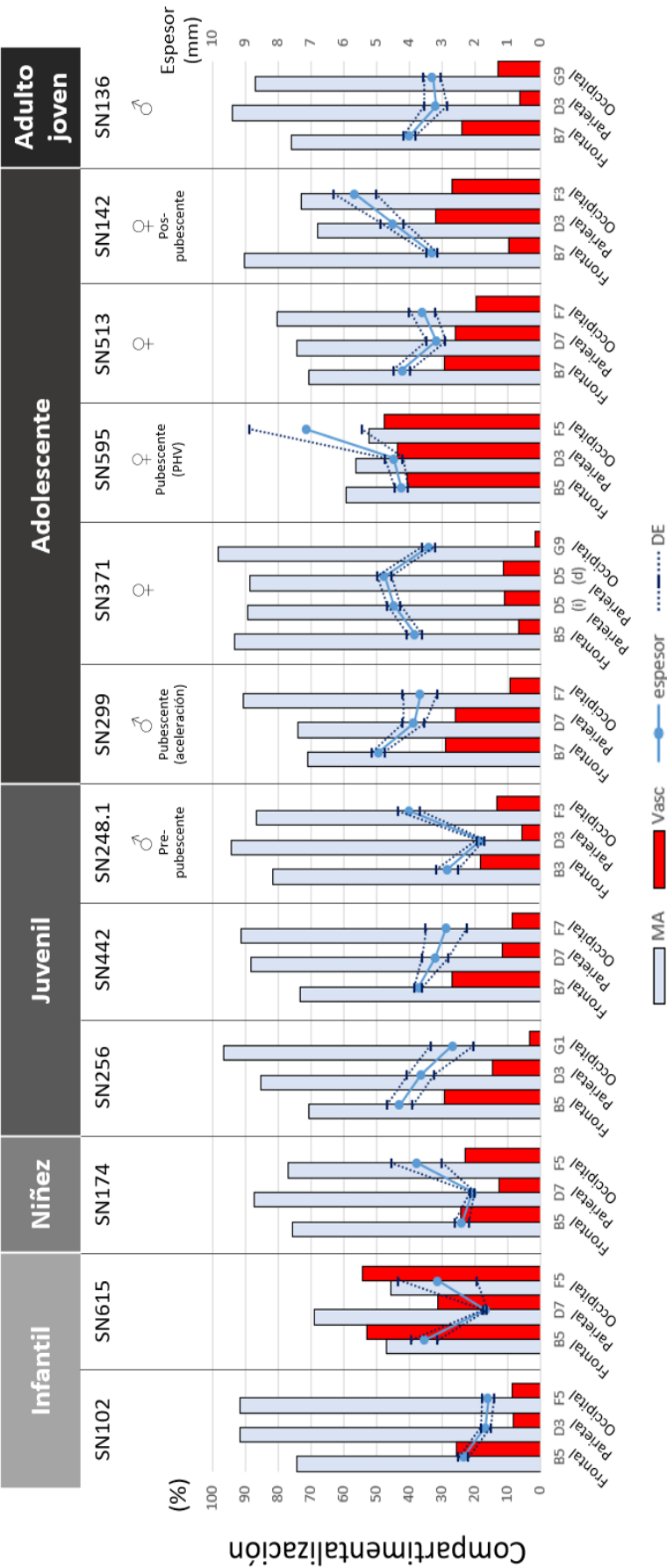


Figura 6.7. Proporciones de la compartimentalización de las 36 secciones histológicas del cráneo de los individuos de San Nicolás ($n = 12$), de los huesos frontal, parietales y occipital para cada individuo. Porcentaje de área mineral (MA, en azul), vascularización (VASC, en rojo) representados en el eje de la izquierda. En el eje de la derecha, el espesor medio (línea continua azul) y la desviación estándar (DE, línea discontinua azul oscura) de cada sección histológica (mm).

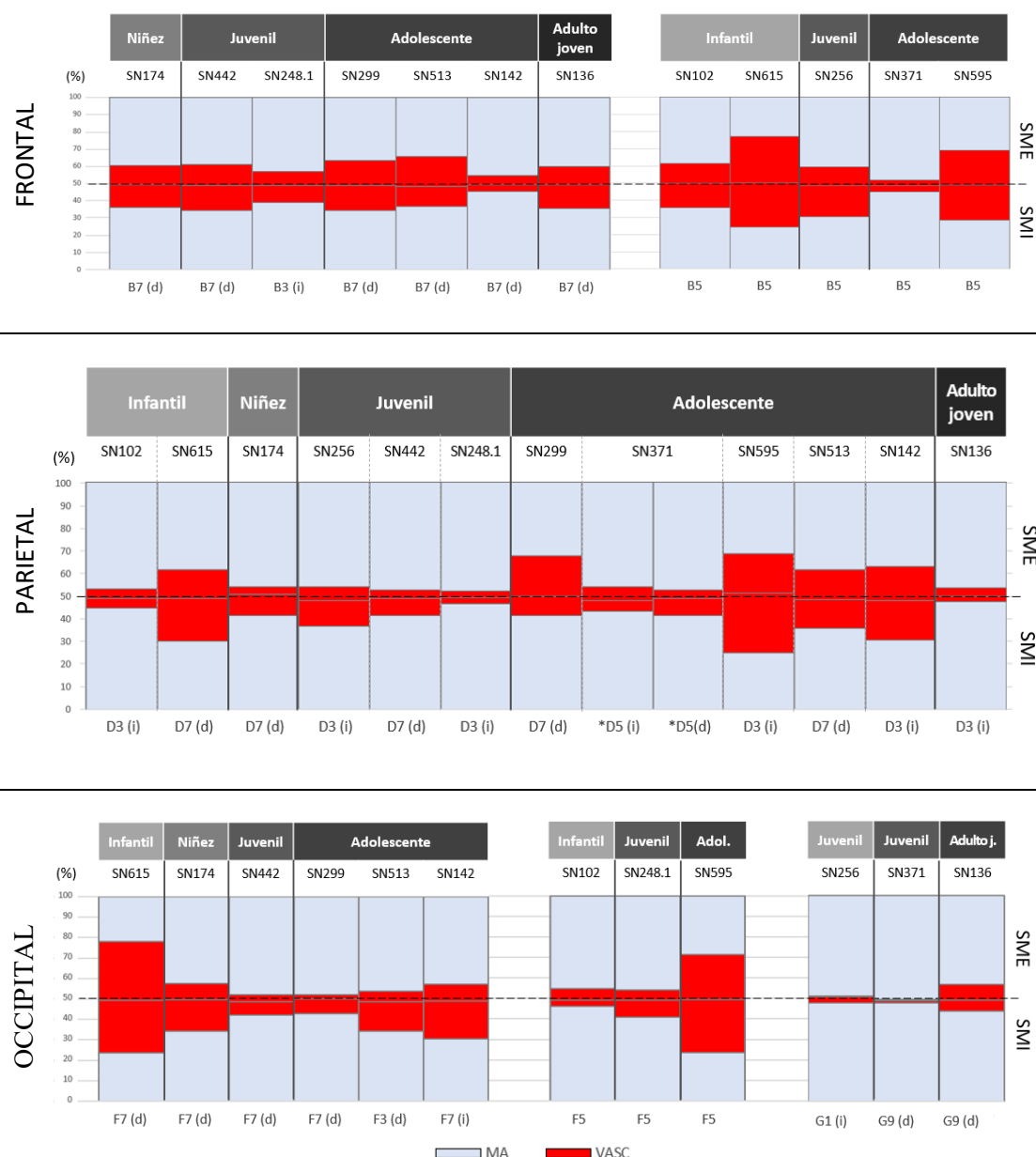


Figura 6.8. Distribución de los compartimentos de las 36 secciones histológicas del cráneo de los individuos de San Nicolás ($n = 12$) según el tipo de hueso –frontal, parietal, occipital– y los puntos correspondientes a su localización considerando la división en dos regiones: sección media externa (SME) y sección media interna (SMI). Porcentaje (%) de área mineral (MA) en azul; vascularización (VASC) en rojo. La línea discontinua negra señala el valor del 50 %. El asterisco (*) del parietal D5 del individuo SN371 representa la muestra en la sutura sagital.

• Cráneos de los individuos infantiles

En los individuos infantiles SN102 y SN615 –de edad estimada de muerte $1,5 \pm 0,5$ años– se analizaron las mismas áreas de los huesos craneales, equivalentes a las estudiadas en los individuos no adultos de AL –puntos B5 en el frontal, D3 y D7 en los parietales y F5 en el occipital–. En las áreas de estos huesos se obtuvo una notable

diferencia entre los datos de compartimentalización entre los dos individuos. En el individuo SN102 se registraron los menores espesores medios de toda la muestra de SN –2,34 mm el frontal, 1,67 mm el parietal, y 1,59 mm en el occipital–. Además, se obtuvo muy poca variación entre las diferentes medidas tomadas (DE entre 0,15 y 0,18 mm). En el otro individuo infantil, SN615, se obtuvo un espesor equivalente en el parietal (1,68 mm) y se registró un aumento del espesor en el frontal y el occipital, alcanzando los 3 mm.

Si se atiende a la compartimentalización en los huesos del SN102 el MA ocupaba más de un 90 % de la sección en el parietal y occipital. En el frontal, con un porcentaje de VASC mayor (25,77 %), la MA se extiende en un área de 74,23 %. Estos valores difieren notablemente de los obtenidos para el otro infantil. En el individuo SN615 se registró la mayor extensión de la vascularización –46,16 % medio entre sus secciones–. Es el único individuo en el que la VASC superó el 50 % del área total (52,87 % en el frontal y 54,44 % en el occipital). En la sección del parietal el MA fue mayor, alcanzando casi un 69 %. Con estos resultados, en ambos individuos los huesos con mayores espesores presentaron una mayor extensión de los espacios vasculares (VASC).

- **Individuo niño**

El individuo SN174 –niño, de 4 ± 1 años– las muestras estudiadas corresponden también a los puntos B5 del frontal, D7 del parietal derecho y F5 del occipital. En este individuo, las tres secciones de hueso superaron los 3 mm de espesor. El occipital fue el hueso con mayor espesor (3,76 mm), seguido del frontal (2,39 mm), similar a lo observado en el individuo AL20022 (niño, $6 \pm 0,5$ años), si bien presentaba un mayor espesor en el occipital. Nuevamente, en los huesos con mayor espesor se registró una extensión mayor de la VASC con un 23,10% en el occipital y 24,27 % el frontal. En el parietal se obtuvo un MA más extensa, ocupando un 87,32 % del área total.

- **Individuos juveniles**

En el grupo de edad juvenil se incluyen los individuos SN256 y SN442 de 9 ± 2 años, y el SN248.1 de 10 ± 2 años (prepubescente). En estos individuos varían los puntos analizados del frontal –B5 en SN256; B7 derecho en SN442; y B3 izquierdo en SN248.1– y del occipital –G1 izquierdo en SN256; F7 derecho en SN442; y F3 izquierdo en SN248.1–. En los tres individuos, el frontal presentaba mayor espesor medio respecto al parietal. El mayor espesor se registró en el individuo SN256 para el frontal

–punto B5, 4,28 mm– y el menor espesor correspondió con el hueso parietal (D3) de SN248.1 con 1,82 mm. En el hueso occipital se observaron disparidad de registros, considerando la variedad de puntos del hueso analizado. El punto G1 analizado en SN256 correspondía a la región del occipital próxima al punto craneométrico asterion y fue la región del occipital con menor espesor entre estos tres individuos juveniles con un valor de 2,68 mm, mientras que el espesor del occipital en el individuo SN248.1 alcanzó un espesor de 4 mm –en la sección correspondiente al punto F3–.

En los tres individuos juveniles el parietal presentó un área mineralizada más extensa respecto al frontal. Los valores obtenidos para el SN256 y SN442 fueron similares considerando que correspondieron a diferentes puntos del hueso. En ambos se obtuvo unos valores de compartimentalización media entre sus tres huesos para el MA de 84,19 % y 84,29 % respectivamente –MA en el frontal superior a 70 %; en el parietal superior a 85 % y en el occipital por encima del 90 % en ambos individuos–. El individuo juvenil de más edad –SN248.1– se registró mayor valor de la MA media entre sus huesos, de 87,56 %. En la sección del parietal de este individuo la VASC se encontraba muy reducida ya que la MA alcanzó la mayor extensión obtenida –94,37 %– considerando todas las muestras de parietal analizadas, incluso superando los valores de las porciones de parietal de la sutura temporoparietal analizados en el individuo AL20021 (D1 y D9). Cabe señalar además que el espesor medio registrado en esta sección fue comparable al registrado en los cráneos infantiles y en la niñez con un espesor inferior a 2 mm.

• Individuos adolescentes

En el grupo de edad adolescente se observó una gran variación en los valores recogidos en los cinco individuos –SN299, SN371, SN595, los tres de $12 \pm 2,5$ años; SN513, de 15 ± 3 años; y SN142, de 18 ± 3 años–. El espesor medio de todas las secciones fue de 4,33 mm (DE = 1 mm). En el hueso frontal el espesor mínimo se registró en el adolescente de mayor edad SN142, con un valor de 3,31 mm mientras que el mayor espesor medio se registró en uno de los adolescentes de menor edad, en SN299, obteniendo un espesor de 4,93 mm en el hueso frontal. En ambos individuos la sección correspondió al punto del frontal derecho B7. En el parietal se observó un rango de variación de los espesores similar al frontal, registrando el mínimo espesor medio –3,18 mm– el individuo SN513, siendo este el mínimo espesor medio registrado entre todas las secciones craneales de los adolescentes. El mayor valor de espesor medio se registró en el individuo

SN371 con 4,76 mm, que correspondió con una muestra en el punto medio de la sutura sagital –punto D5 del parietal derecho–.

Se obtuvo una gran disparidad de resultados entre los individuos de este grupo de edad en los valores de la compartimentalización. Se puede destacar dos individuos, SN731 y SN595, considerados de la misma edad y sexo $-12 \pm 2,5$ años y sexo femenino–. En el caso de SN371 se registraron valores muy elevados del MA para los tres huesos, con un valor medio de 92,47 %. En la sección histológica del occipital de este individuo –que correspondía a una región próxima al asterion, punto G9– apenas se registró VASC –1,64 %–, ocupando la MA un 98,36 % de la sección. Por el contrario, en SN595 la VASC ocupó una gran extensión media –44,11 %–, siendo el individuo más vascularizado de los adolescentes y únicamente superado por el infantil SN615. En el adolescente SN595 el occipital fue el hueso más vascularizado ocupando la VASC un 47,77 % de la sección.

En los otros tres individuos adolescentes los valores medios fueron similares entre sus huesos, con porcentajes de MA del 78,58 % en SN299; 74,99 % en SN513 y 77,08 % en SN142, si bien se apreciaron diferencias entre los porcentajes de los huesos en cada individuo. En el caso de SN299, el occipital resultó tener un área mineral muy extensa y pocos espacios vasculares –MA 90,73 %– mientras que el frontal y parietal tuvieron valores entre el 70–75 % de MA. Para el individuo SN513 se obtuvo un resultado similar, si bien en el occipital el MA ocupó el 80,24 % de la sección. Por otra parte, en el frontal del adolescente de mayor edad, SN142, la MA se extendió en un 90,39 % de la sección, mientras que el parietal ha presentado mayor VASC con un 32,13 %.

De los resultados de la distribución de la compartimentalización en las secciones medias externa e interna estimadas –SME y SMI– (Fig. 6.8) se observó una mayor extensión de la VASC en la SMI, y por tanto mayor MA en la SME, a excepción del hueso parietal de SN299, en el que la VASC se registró notablemente más extendida en la SME 17,81 % frente al 8,17 % en la SMI. Del resto de muestras se puede resaltar algunas diferencias notables entre la sección externa e interna. Es el caso del parietal SN371, cuya muestra comprende la sutura sagital, en la región de hueso derecha –MA: SME 47,23 %; SMI 41,54 %–; y en el parietal de SN595 en el que la VASC se distribuye más extensamente en la SMI –26,34 %, frente al 17,41 % en la SME–. También se observó una diferencia similar en el occipital de SN513, en el que un 12,90 % de la VASC se localizó en la SMI y el restante 3,81 % en la SME; o en el occipital de SN142, en el que se registró un 18,59 % de la VASC en la SMI frente al 8,43 % en la SME.

- **Adulto**

Las secciones histológicas analizadas del adulto joven –de edad ≤ 21 años– no presentaron una gran variación de espesor entre los huesos registrando el valor medio mayor en el frontal de 3,99 mm y el menor en el parietal con 3,19 mm.

En este individuo se registró una alta extensión de MA media de los tres huesos–85,63 %–. El frontal fue el hueso más vascularizado –VASC 23,89 %–, mientras que en el occipital y el parietal la vascularización era reducida. El occipital presentó un MA del 86,97 %, mientras que el mayor valor se registró en el parietal con un MA del 93,82 %.

Del análisis de los compartimentos a partir de las secciones medias se obtuvo una diferencia de distribución de la VASC en el frontal localizándose en mayor extensión en la SMI –13,98 % respecto al 9,91 % en la SME–. Sin embargo, en las otras dos muestras estudiadas la VASC se localizó en mayor proporción en la SME.

6.1.2.2. Compartimentalización de los húmeros de San Nicolás

A pesar de que el tejido óseo se encontraba mal preservado en los húmeros de esta colección (véase el apartado 4.1.2 del capítulo 4) se pudo realizar el estudio de la distribución de los diferentes compartimentos, cuyos resultados están representados en la Anexo 6C y en la Fig. 6.9. Estos resultados han sido publicados parcialmente (siete individuos) en García-Gil *et al.* (2018).

Desde la infancia a la etapa adulta el área obtenida de la sección histológica de los 12 húmeros se incrementó más del triple con la edad, desde 59,59 a 182,51 mm². Este aumento de la sección al aumentar la edad de los individuos se observó también en otros huesos largos de SN como, por ejemplo, en las tibias analizadas histológicamente en Cambra-Moo *et al.* (2012). Sin embargo, los valores más altos registrados se obtuvieron en individuos en la adolescencia con un área de 190,71 mm² en el individuo SN371 –de $12 \pm 2,5$ años– y de 191,50 mm² en SN513 –de 15 ± 3 años–.

En los individuos más jóvenes, en los infantiles SN102 y SN615 –de $1,5 \pm 0,5$ años–, se obtuvieron valores similares de los compartimentos en los húmeros, aun considerando una notable diferencia en el tamaño de la sección total con un área de la sección registrada de 59,59 mm² SN102 y 84,49 mm² en SN615. En ambos individuos la cavidad medular

representó más de un 50 % de la sección –CM: SN102 54,97 %; SN615 50,89 %–, mientras que del MA registraron los menores valores de todos los húmeros analizados –MA: SN102 del 41,97 %; SN615 del 40,77 %–. Además, la sección de SN615 resultó muy vascularizada obteniendo el mayor porcentaje de toda la muestra de húmeros –VASC 8,34 %–.

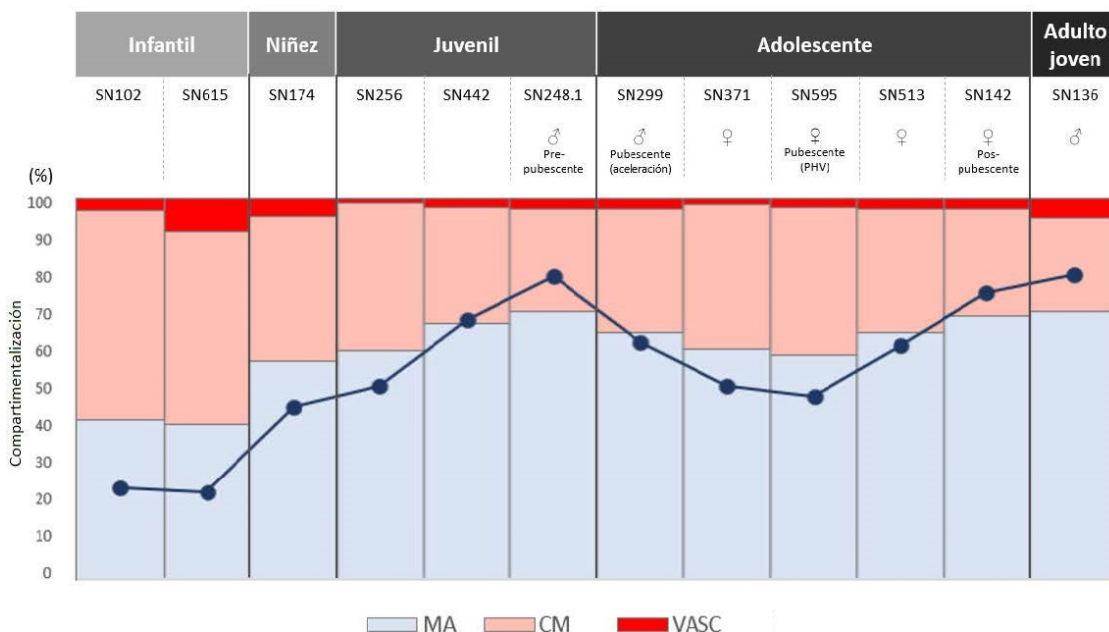


Figura 6.9. Compartimentalización de los húmeros de los individuos de San Nicolás (SN) (n = 12). Porcentaje (%) de área mineral (MA) en azul; cavidad medular (CM) en rosa; vascularización (VASC) en rojo. La línea azul continua representa el ratio entre el área mineral (MA) y las áreas no mineralizadas (CM + VASC).

La organización de los compartimentos cambia drásticamente desde la niñez a etapas posteriores, como aparece representado por la línea azul en la Fig. 6.9, que representa la relación entre MA frente a VASC y CM para cada húmero. Durante la niñez y adolescencia se observó que la MA aumenta progresivamente desde un 57,62 % a un 70,57 %, mientras que la CM se redujo desde valores de 37,97 % registrado en el niño SN174 y del 38,55 % en el juvenil SN256 hasta el 26,94 % registrado en el juvenil prepubescente SN248.1.

El niño SN174 presentó un alto valor de VASC –4,41 %–, mientras que en SN256 se obtuvo el menor registro de espacios vasculares para los húmeros –VASC 0,98 %–.

En el tránsito de la adolescencia a la adultez se registró un aumento progresivo de la CM con un 32,22 % en el individuo SN299 hasta el 38,72 % en SN595. Si bien estos dos adolescentes tenían la misma edad ($12 \pm 2,5$ años), su etapa puberal era diferente

(determinada por Doe *et al.* (2017), véase apartado 3.2.2 del capítulo 3). El adolescente SN 299 se consideró como masculino pubescente en fase de aceleración, mientras que SN595 sería un individuo femenino en la fase del pico de velocidad máxima (*PHV*). El otro adolescente de la misma edad, SN371, sería un individuo femenino en el cual no se pudo determinar la etapa puberal y resultó ser el individuo en el que se registró una de las mayores áreas de sección ($190,71 \text{ mm}^2$). Los valores de los compartimentos en este individuo fueron muy similares a los de SN595 cuya área total es de $110,36 \text{ mm}^2$, y ambos son muy similares al juvenil SN256, con valores de MA del 60,48 % y 60,47 % para SN371 y SN256 respectivamente; y con registros correspondientes a la CM de un 38,00 % para SN371; 38,72 % en SN595; y 38,55 % en el juvenil SN256.

Los resultados de los dos adolescentes de mayor edad (SN513, de 15 ± 3 años; SN142 de 18 ± 3 años), mostraron una tendencia nuevamente diferente, con el aumento progresivo de la MA hacia la adultez –de un 64,88 % en SN513 al 70,60 % en el adulto joven SN136– en detrimento de la CM, que disminuye desde el 32,73 % del SN513 al 24,31 % en el adulto.

6.1.3. Parietal de la colección del dolmen del Portillo de las Cortes

Los resultados obtenidos del análisis de la compartimentalización del parietal MC2296 fueron publicados en el artículo de Bueno Ramírez *et al.* (2016b), en colaboración con el grupo de investigación de prehistoria reciente de la cuenca interior del Tajo, de la Universidad de Alcalá de Henares –PRECYT - UAH–.

El tejido óseo de la sección histológica del parietal se encontraba alterado tafonomicamente (véase el apartado 4.1.3 del capítulo 4) y no fue posible una observación en detalle de la configuración histológica a través del microscopio de luz polarizada, ya que solo se identificaron reminiscencias de tejido en algunas regiones aisladas de la sección (para más detalles véase el apartado 5.1.3 del capítulo 5).

Sin embargo, respecto a la compartimentalización del tejido se pudo distinguir eficazmente entre las áreas mineralizadas (MA) y no mineralizadas (VASC), que representarán de manera conjunta la diploe, los canales vasculares y otros espacios y cavidades de reabsorción presentes en la sección (Fig. 6.10). Tras el cartografiado SIG de la sección se calculó un espesor medio de $5,38 \text{ mm} \pm 0,32$ de la sección que ocupaba un área total de $97,71 \text{ mm}^2$. Los resultados de los compartimentos reflejaron que el hueso se

encontraba poco vascularizado en general $-12,73\%$ –, con un $87,27\%$ de área mineral (Fig. 6.10, MA en azul, VASC en rojo).

Del estudio de las secciones medias estimadas (Anexo 6B) por una parte, se obtuvo que la sección externa presentaba mayor proporción de área mineralizada –SME, MA $46,53\%$ – con una diferencia casi del 6% frente a la SMI. Por otra parte, considerando la distribución de la VASC esta diferencia de distribución se observó de manera inversa, presentando la SMI mayor vascularización $-9,22\%$ de la VASC total, $12,73\%$ –.

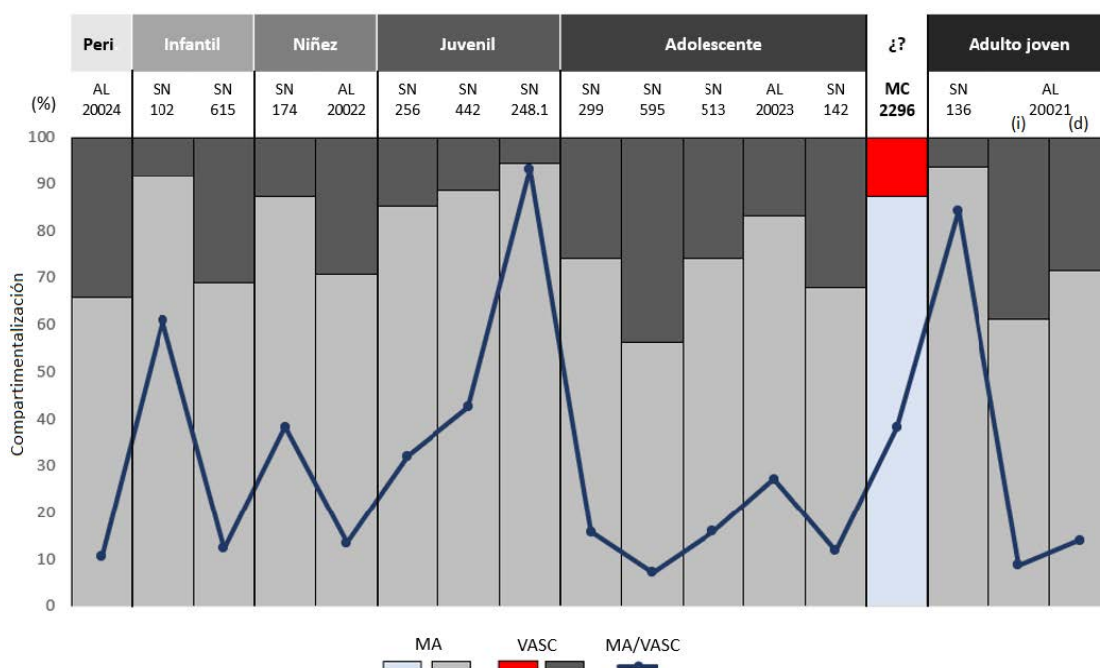


Figura 6.10. Compartimentalización de los parietales analizados en los puntos D3 y D7, incluyendo los huesos de Almansa (AL) ($n = 4$), los individuos de San Nicolás (SN) ($n = 11$) y el parietal del Portillo de las Cortes (MC2296). Para el parietal MC2296: porcentaje (%) de área mineral (MA) en azul; vascularización (VASC) en rojo. Para los parietales de AL y SN: porcentaje (%) de área mineral (MA) en gris claro; vascularización (VASC) en gris oscuro. La línea azul representa el ratio entre el área mineral (MA) y las áreas no mineralizadas (VASC).

Los resultados obtenidos de la compartimentalización de la sección histológica del parietal MC2296, así como de los huesos parietales de individuos de AL y SN según los diferentes grupos de edad se ha representado en la Fig. 6.10. De esta forma, se observó que los datos obtenidos para el parietal MC2296 situaban a este hueso entre los valores obtenidos en el individuo adolescente AL20023 –de $17 \pm 0,5$ años– y en el adulto joven SN136 –de ≤ 21 años–.

6.1.4. Análisis de la covariación entre variables

En vista a los resultados obtenidos en el conjunto de secciones histológicas del cráneo¹³ para las colecciones de AL (n = 32) y de SN (n = 37) se realizó una aproximación al análisis de la asociación o independencia entre variables mediante la correlación no paramétrica de rho de Spearman, considerando las variables de la compartimentalización –área mineral MA, vascularización VASC–, el espesor medio y el área total de la sección, obteniendo asociaciones estadísticamente significativas (sig. < 0,05) para las dos colecciones (Tabla 6.1).

En la colección de AL se obtuvo una asociación positiva moderada entre el espesor medio con la vascularización ($\rho = 0,537$, sig. = 0,002), entre el espesor con el área total ($\rho = 0,721$; sig. < 0,001) y una asociación negativa moderada con el área mineralizada ($\rho = -0,536$; sig. = 0,002). Se obtuvo también una correlación positiva débil entre el área total y la VASC ($\rho = 0,468$; sig. = 0,007) y negativa moderada con la MA ($\rho = -0,468$; sig. = 0,007).

De manera similar en la colección de SN, se registró una asociación positiva débil entre el espesor medio y la VASC ($\rho = 0,426$; sig. = 0,009) además de una asociación positiva fuerte del espesor medio con el área total ($\rho = 0,799$; sig. = 0,000). A su vez, se obtuvo una asociación positiva moderada entre el área total y la VASC ($\rho = 0,505$; sig. = 0,001) y las variables área total y la MA se asociaban ($\rho = 0,355$; 0,031).

Tabla 6.1. Correlación de rho de Spearman para las variables de la compartimentalización de las secciones histológicas de las colecciones de Almansa (AL) y San Nicolás (SN)

Colección	Variables	Espesor	Área sección	Área Mineralizada
Almansa (n = 32)	Espesor	.		
	Área	0,721*	.	
	MA	-0,536*	-0,468*	.
	Vascularización	0,537*	-0,536*	-1,000*
San Nicolás (n = 37)	Espesor	.		
	Área sección	0,799*	.	
	Área mineralizada	-0,274	-0,355*	.
	Vascularización	0,426*	0,505*	-0,731*

*Coeficientes de correlación significativos (<0,05)

¹³ Para las dos secciones histológicas de la sutura sagital (D5) en el cráneo adulto AL20021 y adolescente SN371 las secciones de huesos parietales correspondientes (derecha e izquierda) se han incluido como valores por separado.

6.2 Discusión

Una de las principales aplicaciones de la histología, y en concreto del estudio de los restos del pasado, es la histomorfometría. Gracias a ella se pueden establecer métodos de cuantificación de las microestructuras del tejido esquelético (Stout y Crowder, 2012), mapeando la microanatomía para diversas aproximaciones al desarrollo y evolución de los organismos (Audije-Gil *et al.*, 2017a). La aplicación de metodologías basadas en el procesamiento de las imágenes mediante programas de análisis de sistemas de información geográfica (SIG) han resultado de gran utilidad en la interpretación de la organización histológica, en la que podemos interpretar el hueso como una estructura compartimentalizada (Cambra-Moo *et al.*, 2012), y así establecer diversas variables de estudio, como p. ej., la extensión del área correspondiente a la matriz mineralizada (MA), los espacios vasculares (VASC) –incluidas osteonas, canales vasculares de menor dimensión, cavidades de reabsorción, espacios de la diploe– o la cavidad medular (CM) en huesos largos. Mediante este tipo de programas informáticos se obtienen imágenes de las secciones histológicas que podríamos denominar mapas informativos. Los datos introducidos pueden ser analizados espacialmente permitiendo la integración de la información histomorfológica con la histomorfométrica de las muestras, estableciéndola como una metodología con un gran potencial todavía en desarrollo (Mallouchou *et al.*, 2020).

En la presente tesis, si bien la preservación de las muestras –todas de origen arqueológico– ha condicionado en gran medida la posible interpretación e identificación de los tejidos óseos, así como su organización, el minucioso estudio y cuantificación de los compartimentos mediante el dibujado de imágenes SIG ha sido clave para la obtención de una información microanatómica –histomorfológica e histomorfométrica– de gran relevancia.

6.2.1. Variación de la compartimentalización entre los huesos del cráneo

Se debe tener en mente que, para comprender las estructuras paleohistológicas deben estar integradas en el contexto del hueso como un todo, considerando espacialmente las estructuras en tres dimensiones, y teniendo además presente la dimensión ontogenética (de Ricqlès, 2007). El cráneo es una estructura compleja y así ha sido reflejado en los

resultados de la compartimentalización de los huesos de cada individuo, si bien se han obtenido resultados reseñables.

Como primera aproximación, en el estudio de los tres cráneos de AL, en los cuales se estudiaban las mismas zonas de los tres huesos del neurocráneo, se ha podido apreciar un patrón de variación similar, aumentando la VASC en sentido anterior desde el occipital al frontal. Los huesos perinatales, que eran restos aislados sin datos concretos referentes a la edad, no presentaban la organización en las tres capas características de los huesos planos, con ausencia de una diploe definida. Sin embargo, los espacios no mineralizados cuantificados han reflejado una considerable VASC, con valores entre $\sim 20\%$ en el occipital y un $\sim 35\%$ en el parietal, que puede ser interpretado como la presencia de una «diploe» que se constituye de manera diferente.

Con el extenso estudio realizado en el cráneo adulto joven AL20021 —de 30 ± 5 años— se ha podido observar la gran variabilidad existente entre muestras de diferentes puntos de un mismo hueso. Del análisis de las 22 muestras se puede destacar que en este individuo las muestras del lado derecho han presentado mayor MA respecto a los correspondientes puntos del lado izquierdo. Y por otra parte las del lado izquierdo eran de mayor espesor respecto al punto homólogo derecho. Este resultado ha permitido plantear la posible relación del aumento en espesor de los huesos del cráneo con el aumento de la vascularización de estos, que ha quedado reflejado también con los análisis de los cráneos de SN, encontrando una correlación positiva entre las variables del espesor y la VASC en las secciones histológicas analizadas de las dos colecciones, AL y SN.

Según los planteamientos, el neurocráneo crece de manera rápida acompañando el desarrollo del cerebro, cuya curva de crecimiento está más avanzada respecto a la del resto del cuerpo (Bogin, 2020), alcanzando un 50% del tamaño total a los seis meses y un 75% a los dos años, para continuar progresivamente alcanzando un 90% a los seis años (Águila y Enlow, 1993) hasta alcanzar el tamaño final alrededor de los 10 años (Morimoto *et al.*, 2008). Debemos entender que este crecimiento en el neurocráneo se refiere al tamaño volumétrico a la vez que puede continuar el crecimiento en espesor con la reconfiguración intracortical, con el modelado de los compartimentos y en concreto de los espacios de la diploe. Se considera que el espesor del cráneo está determinado por diversos factores genéticos y fisiológicos relacionados con el ambiente y el clima, con la actividad física o la dieta (Lieberman, 1996; Baab *et al.*, 2010; Menegaz *et al.*, 2010)

así como con variables biológicas como la edad (Roche, 1953; Young, 1957; Koenig *et al.*, 1995; Anzelmo *et al.*, 2015) o el sexo de los individuos (Roche, 1953; Ross *et al.*, 1998; Hatipoglu *et al.*, 2008). Por ello, algunos de los enfoques en el estudio del espesor de los huesos del cráneo buscan establecer posibles relaciones entre el espesor y variables como la edad, sexo, patologías asociadas a edades avanzadas, establecer comparaciones entre diferentes especies del género *Homo* (Balzeau, 2006), estudiar las propiedades mecánicas del hueso (Hubbard, 1971; Peterson y Dechow, 2002), además de ampliar su comprensión microestructural como posible material utilizado en bioimplantes (Moreira-Gonzalez *et al.*, 2006; Alexander *et al.*, 2019).

De los resultados obtenidos en el estudio del espesor en los individuos no adultos, se puede apreciar un aumento progresivo del espesor con la edad. En la colección de SN los espesores más elevados para cada hueso se encontraron en individuos adolescentes con valores considerablemente inferiores respecto a las mediciones medias por otros autores. Para la colección de AL en cráneos adultos, el espesor medio fue estimado por del Olmo Lianes *et al.* (2019), quienes describían un aumento del espesor desde el temporal a la sagital de manera simétrica obteniendo los valores máximos en las regiones más anteriores del frontal y occipital, en los puntos nasion e inion, como se ha obtenido en el cráneo adulto de AL20021 incluido en esta tesis. Estos autores obtuvieron valores medios del espesor para el frontal de 7,2 mm, espesores de 6,0 y 5,9 mm para el parietal izquierdo y derecho respectivamente, un valor de 7,3 mm en occipital, registrando los menores espesores en el temporal, de 3,3 mm en la escama izquierda y 2,8 mm en la derecha, obteniendo rangos similares a otros autores (Moreira-Gonzalez *et al.*, 2006; Marsh, 2013; Anzelmo *et al.*, 2015). En los individuos no adultos de SN, los registros del espesor han resultado bajos. En el hueso frontal el valor de espesor medio más alto fue de 4,93 mm (SN299), en el parietal se registró un valor de 4,76 mm y un espesor de 7,14 mm para el occipital (SN595). Según Broadbent (1931, citado en Elahi (1997) entre los 5 y 17 años los cráneos presentan una reducción de la tasa de incremento del espesor, que podría estar relacionado con la presencia de tejido lamelar (*LAM*) en la cortical perióstica (véase apartado 5.1.2.1 del capítulo 5), un tejido que es depositado de manera organizada y a una tasa más lenta respecto a la formación de otros tejidos (Currey, 2002). A su vez, se debe considerar que el espesor registrado depende de la zona de estudio y del tipo de hueso, especialmente en el frontal y occipital, ya que en estos huesos se localizan relieves anatómicos característicos como la cresta sagital del frontal, o la protuberancia occipital

interna y el surco occipital, vinculados con el tránsito del seno sagital, una de las vías sanguíneas más importantes de irrigación del cerebro (White *et al.*, 2011).

Si bien del Olmo Lianes *et al.* (2019) describen un espesor simétrico entre pares de lados, resulta llamativa la ligera diferencia reportada entre el lado derecho e izquierdo de la media de espesores del hueso parietal y temporal derecho e izquierdo, ya que ambos huesos describen un valor mayor de espesor para el lado izquierdo, aspecto que coincide con lo reportado en los resultados del adulto AL20021. Teniendo en cuenta los posibles condicionantes poblacionales y la variabilidad individual, como indican Llorente *et al.* (2008) en su estudio de la lateralización cerebral y las asimetrías neuroanatómicas, se podría considerar la asimetría como la regla y no la excepción. De existir una asimetría cerebral, en aspectos anatómicos, se puede plantear un posible reajuste en la superficie endocraneal del hueso, ya que en esta superficie quedan representados los vestigios neuroanatómicos de los surcos y circunvoluciones cerebrales de relevante importancia en los estudios paleoneurológicos de cráneos actuales y fósiles (Falk, 1980, 1987; Bruner *et al.*, 2003; Bruner *et al.*, 2012; Falk, 2014; Bruner *et al.*, 2018).

Diversos autores han explorado el espesor de las tres capas en las que se organiza el cráneo –las dos tablas corticales, externa e interna, y entre ambas la tabla esponjosa de la diploe– (McElhaney *et al.*, 1970; Fry y Barger, 1978; Peterson y Dechow, 2002, 2003; Lynnerup *et al.*, 2005; Sabanciogullari *et al.*, 2013; Huang *et al.*, 2015). En estos trabajos suele referenciarse un mayor espesor para la tabla externa respecto a la interna (Hubbard, 1971; Peterson y Dechow, 2002; Boruah *et al.*, 2015). A simple vista, macro o mesoescala, se identifican con facilidad los huesos compacto y esponjoso. Sin embargo, el estudio de los espacios vasculares y porosos refleja que en los huesos planos –como los del neurocráneo– la transición entre estas dos formas de organización –compacta y esponjosa– puede ser difusa e irregular, en concreto entre la tabla interna y la diploe (Alexander *et al.*, 2019), siendo muy complicado, y en ocasiones imposible, establecer la separación en capas en algunas regiones (Lynnerup *et al.*, 2005; Huang *et al.*, 2015; Lillie *et al.*, 2016). Como reflejo de ello, en la región de la escama de la sutura temporoparietal estudiada histológicamente en el cráneo adulto AL20021, se obtuvo los menores espesores del cráneo y es la región reportada en la bibliografía como de menor espesor (del Olmo Lianes *et al.*, 2019). Esta región se caracterizó por presentar una sección de hueso compacto, con muy pocos espacios vasculares cuantificados. En otros huesos en los cuales se han obtenido valores bajos de VASC, su estudio histomorfológico puede

ayudarnos a comprender las dinámicas del modelado intracortical, con la compactación de los espacios diploicos por la deposición de hueso de origen endóstico –*compacted, coarse cancellouse bone, CCCB* (Enlow, 1966b; Enlow y Hans, 1996; McFarlin *et al.*, 2016)–, que confieren a la matriz una morfología de tejidos dispuestos reticular o sinuosamente, como se observaba en los huesos.

La gran diversidad de metodologías empleadas para el estudio del espesor craneal y de sus variables derivadas puede ser la causa de la disparidad de resultados, en ocasiones contradictorios, así como de las limitaciones derivadas de las metodologías utilizadas o de la subjetividad en la identificación de las fronteras entre capas (Elahi, 1997; Cho y Hwang, 2012; Trammell, 2012; Alexander *et al.*, 2019). Por esta razón, para establecer el límite entre ambos tipos de hueso –compacto de las corticales, y el esponjoso de la diploe– sería conveniente la comprobación mediante métodos microscópicos que permitan evaluar la microestructura histológicamente (Rho *et al.*, 1998). Alexander *et al.* (2019) establecen un límite basado en la medición de la porosidad intracortical registrada mediante tomografías microcomputarizadas (microCT), identificando como hueso compacto aquel que presenta valores por debajo del 30 % de porosidad en su estructura. En la presente tesis, se ha planteado el estudio de la compartimentalización de los huesos considerando dos regiones en la sección: la región medial externa, ectocraneal, y la sección media interna, endocraneal. De esta forma se ha podido estudiar cómo se distribuyen los compartimentos –proporción de área mineral y vascularización– en estas regiones. En general, podemos indicar que sí se ha observado en mayor frecuencia secciones histológicas que han presentado un mayor MA en la sección media externa –en la colección de AL en un 76 % de las secciones histológicas; en la colección de SN en un 86 %; así como en el parietal procedente del Portillo de las Cortes– y por otra parte mayor porcentaje de la VASC distribuida en la sección media interna –en la colección de SN en un 70 % de las secciones analizadas y también obtenido en el parietal del Portillo de las Cortes–, con algunas excepciones en los que se ha observado la tendencia opuesta –de las secciones histológicas de SN un 53 % presentaron mayor VASC en la SME–.

Una consideración en la aplicación de esta metodología es la obtención sistemática de un mayor porcentaje de área de SME respecto a la SMI, resultando el área obtenida de la SME > 50 % en 62 de las 72 observaciones realizadas en las secciones histológicas del cráneo (n = 68) (véanse los datos de la compartimentalización en los Anexos 6A y 6B), derivado de la diferente geometría de las dos superficies endocraneales.

Si consideramos dos círculos de diferente radio (R) que comparten el mismo centro, las dos superficies serán paralelas entre sí. La distancia entre dos puntos (A-B) delimitada por un mismo ángulo variará entre las dos circunferencias, siendo mayor en la circunferencia exterior. Además, al aumentar el radio y con ello el contorno de la circunferencia, la distancia entre dos puntos próximos tendrá menor curvatura que la misma distancia en un círculo de menor radio, mostrando una apariencia más «plana» con el aumento de tamaño. Si se traslada esta idea a la bóveda craneal (Fig. 6.11) tomando como ejemplo un corte transversal en el parietal, se debe considerar también el gradiente existente del aumento del espesor desde el temporal a la línea sagital, así como los posibles relieves endocraneales característicos de cada hueso y región.

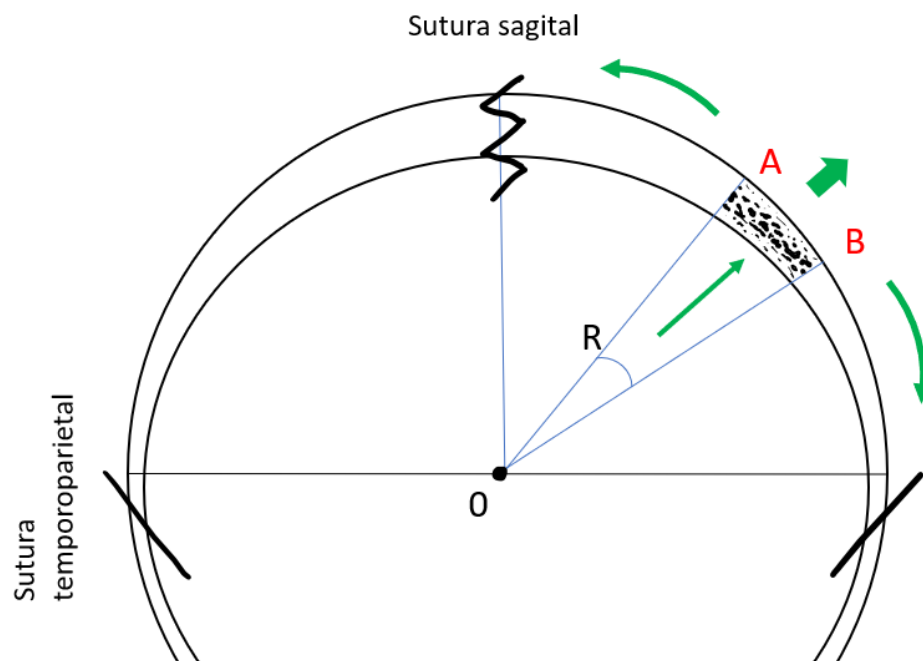


Fig. 6.11. Representación de las tablas corticales del cráneo considerando características geométricas y anatómicas para la comprensión del espesor del cráneo. Las líneas negras representan las suturas. Las flechas verdes ilustran la dirección del crecimiento y expansión general del hueso.

La variación del cambio de curvatura de los huesos del cráneo durante el crecimiento es uno de los mecanismos por los cuales los huesos de la bóveda se ajustan a la expansión de los componentes intracraneales –encéfalo, meninges y estructuras asociadas–. Young (1957) señalaba que a partir de los nueve meses posnatales el hueso parietal comenzaría a aplanarse, mientras que el frontal lo haría hacia los dos años. Esta disminución progresiva de la curvatura continuará hasta alcanzar el tamaño final del cráneo (Young, 1957). Además, hay que considerar que las diferencias en espesor obtenidas en individuos

en crecimiento en diferentes etapas de la ontogenia, además de representar diferencias del estado de desarrollo, podrían estar reflejando otros factores vinculados con patrones de modelado específicos. En el ectocráneo debido a tensiones y por el anclaje muscular, así como por la influencia de la presión cerebral en el endocráneo (Cho y Hwang, 2012). Estas ideas ayudarán en la comprensión de los procesos de crecimiento y modelado del neurocráneo, que se tratarán de integrar en el capítulo 7, remarcando la posible relevancia de el modelado intracortical acontecido a nivel de la diploe en la ontogenia.

6.2.2. Comparación entre huesos del cráneo y húmeros

El estudio de las muestras de la colección de SN permitió disponer de muestras de diferentes huesos procedentes de un mismo individuo y poder contar con variables biológicas más precisas (edad, sexo, estado puberal, CNP y CINP) relativas a cada individuo. De esta forma, el análisis de los resultados de la compartimentalización de los 12 húmeros de individuos permitió identificar unos patrones relativos al cambio de organización de los compartimentos con la edad que se corresponden con los resultados obtenidos del estudio de la compartimentalización en 15 húmeros procedentes de AL (Cambra-Moo *et al.*, 2012).

Se puede resaltar la similitud de los datos de compartimentalización obtenidos en algunos individuos de la misma edad, considerando una notable diferencia entre el tamaño de sus huesos (cuantificado por el área total de la sección), como se ha obtenido entre los infantiles (de $1,5 \pm 0,5$ años) SN102 y SN615 y los adolescentes femeninos SN371 y SN595 (de $12 \pm 2,5$ años), en los que además se habían observado diferencias entre la organización histomorfológica de los tejidos (véanse las Figs. 5.5A-B y 5.7B-C del capítulo 5).

Ordenando los individuos por su edad estimada, se han evidenciado unos patrones de cambio de las proporciones de los compartimentos, que se ha representado mediante la relación entre el MA y todos los espacios vasculares, que incluyen la CM y la VASC. La infancia es la única etapa en la que la CM de los húmeros ocupa más de la mitad de la sección, dato también registrado con porcentajes casi idénticos en un húmero de la colección de AL (IH6) (Cambra-Moo *et al.*, 2014). En el caso del individuo SN615 sorprende el elevado valor obtenido de la VASC (8,34 %), el mayor registrado en los húmeros de la colección de SN. En este individuo se identificó histológicamente espacios vasculares de gran tamaño en la región de la periferia de la sección, asociado a deposición

rápida de tejido fibroso desorganizado (ver en el capítulo 5, Fig.5.9B y más detalles en la discusión del apartado 5.2.2). Además, los elevados valores que se obtuvieron para los espesores y vascularización de los huesos del cráneo refuerzan el planteamiento de considerar atípico los resultados de este individuo. Si bien histológicamente en el cráneo no se identificó subperióticamente un crecimiento equivalente al del húmero, la presencia de los caracteres de interés patológicos (CIP) permiten plantear la posibilidad de que el individuo sufriera de alguna patología que haya quedado registrada en su desarrollo óseo, no considerada hasta la fecha.

En la infancia y juventud la extensión que ocupaba la MA aumentó progresivamente con la edad, alcanzando un máximo de MA en un juvenil masculino estimado como pre-pubescente (SN248.1, de $10 \pm 2,5$). Durante la pubertad, la CM parece aumentar en los húmeros de los adolescentes de la colección de SN y disminuyó el MA, obteniendo el menor registro en el individuo femenino que se encontraba en la fase del pico de mayor velocidad de crecimiento (*PHV*) (SN595, de $12 \pm 2,5$ años). En los adolescentes de mayor edad, la variación entre MA / VASC volvió a incrementarse en el individuo femenino pospubescente (SN142) y en el adulto (SN136). De la comparación de los resultados de los húmeros de SN con los obtenidos en Cambra-Moo *et al.* (2014) se puede plantear una asignación más precisa de los rangos de edades para los húmeros de la colección de AL. Estos huesos, eran de restos aislados –cabe recordar que proceden también del depósito secundario de AL, véase apartado 3.1.1 del capítulo 3) y la estimación de la edad se realizó de acuerdo con metodologías antropométricas de los húmeros. Por equivalencia de los porcentajes obtenidos, el individuo IH6 –edad estimada previa de $2,5 \pm 1$ años– podría ser de menor edad, ya que su área y datos de compartimentalización se corresponden con los infantiles SN102 y SN615 –de $1,5 \pm 0,5$ años–. Por otra parte, los datos de compartimentalización del individuo JH8 (de 14 ± 4 años) se corresponden con los del individuo femenino adolescente SN513 –de 15 ± 3 años– y por otra parte los valores del húmero de JH9 –de 17 ± 3 años– son similares a los obtenidos en el adolescente femenino pospubescente SN142 –de 18 ± 3 años–.

Las diferencias obtenidas en los adolescentes –de compartimentalización y de la sección de los húmeros– podrían estar representando diferencias en la velocidad de crecimiento y el pico de velocidad máxima, así como de los procesos de modelado y remodelado representados en una reconfiguración de los compartimentos de la sección, en concreto de la cavidad medular.

El estudio conjunto de los parietales (punto D3 y D7) de todos los cráneos de esta tesis –exceptuando la muestra D5 del individuo SN371, que corresponde a la región de la sutura sagital– muestra una disparidad en los resultados comparando la tendencia observada en los húmeros, aunque sí coinciden en algunos aspectos destacables. En la relación MA / VASC (Fig. 6.10) no se observó la similitud de resultados para los individuos infantiles de la misma edad SN102 y SN615 en los parietales, como ocurría en los húmeros. Sí puede distinguirse un progresivo aumento en los juveniles, detectando un valor más alto de MA en el individuo prepuberal SN248.1, que al igual que se observaba en los húmeros solo es superado por el valor registrado de MA en el adulto SN136. En la adolescencia temprana también se registró una mayor vascularización del parietal (SN299 y SN595), alcanzando, al igual que en los húmeros, el valor máximo registrado en el adolescente femenino SN595 pubescente (en fase *PHV*). En el cráneo adulto de AL de mayor edad (30 ± 5 años), la vascularización volvió a aumentar en el parietal, al igual que se observaba en los húmeros adultos de la colección de AL (Cambra-Moo *et al.*, 2014). En el estudio de los cambios en la ontogenia de la primera costilla, también realizado a partir de huesos ($n = 14$) de la colección del osario de la colección de AL, se comprobó la correlación existente entre los cambios histomorfológicos –compartimentalización y tipología de tejidos óseos– con la morfología macroscópica y en el punto medio de la sección de la primera costilla con la edad, proponiendo como causas de la variación la posible vinculación de los anclajes musculares y los cambios en el modo de respiración, de diafragmática en perinatales a pulmonar en adultos (García-Martínez *et al.*, 2017). De los resultados de la compartimentalización de los parietales y húmeros de SN se pudo identificar una variación similar de MA y VASC en los huesos de los mismos individuos no adultos. Sin embargo, la tendencia más evidente de variación de los húmeros con la edad puede permitir plantear la idea de que el crecimiento en estos huesos puede depender más de variables (fisiológicas y funcionales) y ritmos de crecimiento propios de la unidad esquelética a la que pertenece, como se observaba en la primera costilla (García-Martínez *et al.*, 2017), y de la especie animal analizada, como pudo observarse en el estudio de la compartimentalización de huesos largos –tibia y húmero– en otro grupo de vertebrados (*Ovis aries*) en los que se encontraron diferencias menos evidentes en diferentes etapas ontogenéticas respecto a las descritas en los húmeros humanos (Cambra-Moo *et al.*, 2014; Cambra-Moo *et al.*, 2015). Los huesos del cráneo, cuyo tamaño en volumen se habría alcanzado aproximadamente a los 10 años, continuarían con un crecimiento lento en espesor, reconfigurando los compartimentos de la sección

de manera independiente, condicionado por un modelado interno que será discutido en el capítulo 7.

6.2.3. Inferencias de los datos de compartimentalización en el estudio del parietal del dolmen Portillo de las Cortes

La combinación del análisis histomorfológico con la cuantificación de los compartimentos de las secciones histológicas aplicando metodologías basadas en el análisis SIG ha resultado de gran utilidad en los diversos enfoques aplicados (Cambramoo *et al.*, 2012, 2014, 2015, 2018; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012; Rose *et al.*, 2012; García Gil *et al.*, 2016; García-Martínez *et al.*, 2017; Mallouchou *et al.*, 2019). En el estudio de restos arqueológicos esta metodología ha permitido obtener resultados de gran interés en la interpretación de los cambios histomorfológicos con la edad, con independencia del estado de preservación microscópica en la que se encontraban los restos.

Este ha sido el caso del parietal MC2296 recuperado asociado a los restos arqueológicos del Dolmen del Portillo de las Cortes, un yacimiento singular en el que solo se han preservado dos huesos de un cráneo asociados a la sepultura 17, de las 35 que formaban el complejo (Bueno Ramírez *et al.*, 2016b). El análisis histomorfológico permitió cuantificar de manera efectiva los compartimentos microanatómicos, a pesar de la alta alteración microscópica de la muestra, en la que apenas quedaban áreas birrefringentes o en las que se identificaran tejidos, que corresponde al objetivo 4 planteado en esta tesis.

Los resultados de la compartimentalización obtenidos de muestras de hueso parietal analizadas de las colecciones de AL y SN permitieron inferir en la estimación de la edad a partir de los datos de la compartimentalización obtenidos. De esta manera se ha propuesto que el individuo podría ser un adolescente o adulto joven, ya que los valores de la compartimentalización lo sitúan entre el adolescente AL20023 –de $17 \pm 0,5$ años– y el adulto joven SN136 –de edad ≤ 21 años–. La aplicación del estudio de la compartimentalización de los huesos a la estimación de la edad también ha sido posible en otras unidades anatómicas, como ha sido el caso de los húmeros de la colección de AL estudiados en Cambramoo *et al.* (2014), a partir de los datos obtenidos de los húmeros de la colección de SN en esta tesis. De manera similar, esta técnica se ha aplicado de manera eficaz al estudio de fragmentos óseos arqueológicos de contextos de cremación,

permitiendo establecer una estimación de edad a partir de los análisis de la compartimentalización (Cambra-Moo *et al.*, 2018). Sin embargo, hay que ser precavido en la extrapolación de los resultados a otras regiones o unidades esqueléticas diferentes ya que, al igual que ocurre en otras metodologías histomorfométricas, los resultados varían entre huesos y entre regiones de un mismo hueso. Por ello, sería muy interesante la ampliación del estudio en huesos del cráneo de más individuos y de diferentes edades, para aumentar el conocimiento de la variación en las edades finales de la adolescencia y la adultez, así como en otros grupos de menor edad, desde perinatales hasta la niñez, de la que se ha contado con pocos individuos en la presente tesis. Asimismo, sería interesante contar con huesos del cráneo de otras especies animales, para comprender en más detalle la variación histomorfológica y su aplicabilidad futura en diferentes enfoques de investigación, contextos arqueológicos, la identificación de fragmentos y su posible origen humano o de otros grupos de vertebrados. Dada la importancia atribuida al cráneo humano en la evolución se pueden encontrar en la bibliografía casos controvertidos respecto a la identificación anatómica macroscópica de restos, como es el caso del fragmento de cráneo fósil VM-0 (Venta Micena, Orce), cuya identificación taxonómica ha sido, y continúa siendo, objeto de debate, en relación también a las implicaciones evolutivas que conllevan la hipótesis de la temprana presencia de restos atribuidos al género *Homo* en la península ibérica (Moyà-Solà y Köhler, 1997; Campillo, 2002; Martínez-Navarro, 2002; Campillo *et al.*, 2003, 2006; Palmqvist *et al.*, 2005; Toro-Moyano *et al.*, 2013). Sería muy interesante estudiar casos como el del cráneo de Orce bajo esta perspectiva, realizando p. ej., una aproximación a sus organización microestructural mediante tomografía microcomputarizada (microCT). El avance de otras metodologías no invasivas, la realización de moldes de las muestras, ya sean físicos o digitales, a partir de escáneres o técnicas de fotogrametría permiten «conservar» una copia íntegra de los huesos a gran definición. A demás, el ajuste de las metodologías para la obtención de muestras de la manera menos destructiva posible (Bartsiokas, 2002) podría ayudar a abrir la aplicación de las técnicas de histología en el ámbito de la paleoantropología humana, de manera similar a la investigación que se lleva a cabo en paleontología a partir de otras especies fósiles. Ya que la histología es una técnica inhevitablemente destructiva, la información adicional obtenida mediante este clásico método compensa indudablemente la extracción de un pequeño fragmento de hueso.



Capítulo 7

DISCUSIÓN GENERAL

Patrones de crecimiento del
neurocráneo

7. DISCUSIÓN GENERAL

Patrones de crecimiento del neurocráneo

En el presente capítulo se aborda la discusión general de la tesis a partir de los resultados obtenidos en los capítulos previos con el objetivo, a su vez, de contribuir al conocimiento de los modelos de desarrollo en diferentes etapas de la ontogenia de la bóveda craneal y corroborar si la interpretación de los datos histomorfológicos y de la compartimentalización se corresponde con algún patrón de desarrollo identificable (objetivo 5). Para ello, se han integrado y discutido los resultados de la variación de los tejidos, así como del análisis de los compartimentos de los capítulos 5 y 6 respectivamente, relacionándolo con los procesos de modelado y remodelado expuestos en los trabajos de Enlow (Enlow, 1968; Enlow y Hans, 1996) y teniendo presente las posibles limitaciones relacionadas con el estado de preservación de los restos óseos, así como su procedencia arqueológica (capítulo 4).

Los trabajos de Enlow (1963) fueron pioneros en la investigación de la histología de los huesos del cráneo. En su modelo de crecimiento no solo describía los aspectos más importantes de la histología y de su variabilidad, sino que postuló un modelo completo de crecimiento de los huesos craneofaciales. Desde su enfoque, consideraba los factores ontogenéticos –ambientales y genéticos– ligados al crecimiento y al modelado de la forma como los factores causales de la modificación del hueso como tejido (Enlow, 1968; de Ricqlès, 2007). A pesar de esta revolucionaria contribución y de sus posteriores aportaciones, los trabajos más destacables relativos al proceso de modelado de los huesos del cráneo del linaje humano han centrado su interés en el estudio de la región facial (Kurihara *et al.*, 1980; Bromage, 1982; Martínez-Maza *et al.*, 2006; Rosas *et al.*, 2006; McCollum, 2008; Martínez-Maza *et al.*, 2010, 2013; Lacruz *et al.*, 2015, 2019), así como en el estudio de la base del cráneo (Mowbray, 2005; Kranioti *et al.*, 2009). Estas investigaciones se han centrado principalmente en la interpretación de la variación de la apariencia superficial para la identificación de áreas de reabsorción y de formación de nuevo tejido y, con ello, realizar inferencias relativas a

la interpretación de los patrones de modelado, la dirección del crecimiento y la integración de los diferentes huesos.

En los huesos del neurocráneo, según las descripciones de Enlow (1968), la superficie ecto y endocraneal de la bóveda es predominantemente de deposición de tejido (áreas punteadas, Fig. 7.1), en contraste con la base del cráneo, en cuya superficie endocraneal predomina la reabsorción (áreas en gris, Fig. 7.1). Entre las dos regiones, en la superficie endocraneal, se establece una «línea inversa alrededor del cráneo» –*circumcranial reversal line*– (Fig. 7.1, flecha negra), que delimitará el cambio entre las dos regiones. Además, Enlow describe que en las zonas próximas a las suturas también puede tener lugar la reabsorción tanto en la superficie endocraneal como ectocraneal, combinando de esta manera la formación de tejido en superficies opuestas para ajustar el cambio que se produce en el contorno de los huesos a la forma general del cráneo en crecimiento –véase la Fig. 1.6 del capítulo 1 para una descripción más detallada– (Enlow, 1968; Enlow y Hans, 1996).

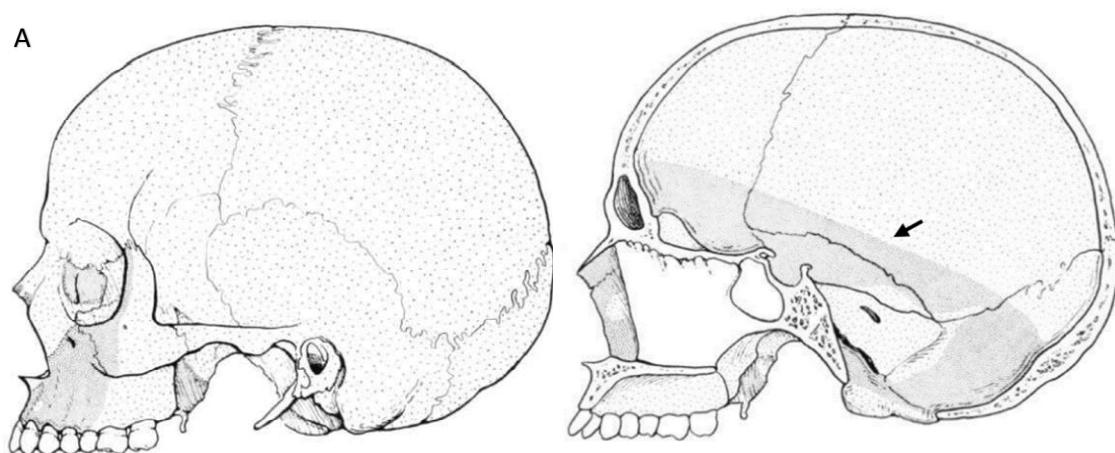


Figura 7.1. Distribución de las superficies de deposición (áreas punteadas) y de reabsorción (regiones en gris) en el neurocráneo y parte del esplancocráneo. A) Vista ectocraneal lateral izquierda. B) Vista endocraneal lateral derecha. La flecha indica la «línea de inversa de circunvalación del cráneo» –*circumcranial reversal line*–. Imágenes modificadas de Enlow (1968, Fig. 88).

• Antecedentes del patrón del cambio histomorfológico del neurocráneo

La aproximación preliminar realizada con los tres cráneos de los individuos de Almansa (AL) –AL20022 (niño de $6 \pm 0,5$ años), AL20023 (adolescente de $17 \pm 0,5$ años)

y AL20021 (adulto joven de 30 ± 5 años)— nos permitió plantear una propuesta referente a los principales patrones de crecimiento en los huesos de la bóveda craneal durante el desarrollo (García Gil *et al.*, 2016), integrando las observaciones histológicas y los datos SIG de la compartimentalización—, desarrollados en los capítulos 5 y 6, respectivamente—. A partir de estos resultados fueron establecidos los planteamientos iniciales de esta tesis, para abordar el estudio de los procesos de modelado y remodelado de los huesos del neurocráneo en una serie más amplia de individuos no adultos en diferentes etapas del desarrollo. En este análisis inicial existían ciertas limitaciones, ya que estaba realizado únicamente con los tres individuos de la colección de AL. Al proceder los cráneos de un osario medieval no fue posible establecer un perfil biológico completo a nivel individual o determinar variables como el sexo, la dieta, estatura, indicadores de actividad o indicadores paleopatológicos. Por tanto, en esta investigación se contó únicamente con la información derivada de los huesos del cráneo y de los dientes. No obstante, estas mismas razones, sumado a la buena preservación macro y microscópica (véase el capítulo 4) situaban a la colección de AL como una colección idónea para realizar las primeras aproximaciones histológicas, ya que como se indicaba en el apartado 3.2.1 del capítulo 3 ha permitido plantear estudios más extensivos —y por tanto invasivos o destructivos— que no serían posibles en otras colecciones como ha sido, p. ej., el análisis del cráneo adulto —AL20021— en el que se han podido estudiar 22 secciones histológicas localizadas en diferentes huesos del cráneo y en diferentes puntos de los huesos o el caso de los huesos perinatales—AL20024, AL20025 y AL20026— en los que se ha estudiado el corte transversal completo del hueso. Si bien la colección de láminas delgadas que se conservan de la carrera investigadora de Enlow está formada por unas 25 000 secciones histológicas, Bromage (2014) indicaba, sin embargo, que los análisis que Enlow utilizaba en sus libros para explicar los incrementos en tamaño y los cambios de forma del complejo craneofacial estaban basados en los análisis histológicos realizados únicamente a partir de seis cráneos de edad y sexo no conocidos, que fueron adquiridos en la compañía proveedora de material *Carolina Biological Supply* (Bromage, 2014).

Desde la fase fetal a la infancia temprana, cuando los huesos del neurocráneo aún no han fusionado, su apariencia macroscópica es muy porosa (Scheuer y Black, 2000). En esta etapa están configurados por un tejido de apariencia trabecular, en el que las cavidades diploicas contactan con las membranas periósticas ecto- y endocraneales, que

están formados por un tejido de constitución similar al embrionario, muy vascularizado denominado *fine cancellous (FC)* (Enlow, 1966b; McFarlin *et al.*, 2016, véase MOS). Con la formación de osteonas primarias –depositándose tejido lamelar en los espacios porosos– la organización del tejido recibe el nombre de complejo fibrolamelar (*FLC*) (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Currey, 2002; Chinsamy-Turan, 2005; Huttenlocker *et al.*, 2013; Prondvai *et al.*, 2014; McFarlin *et al.*, 2016), que según McFarlin *et al.* (2016, SOM) se corresponde con la compactación del tejido denominado *compacted fine cancellous tissue (ECC)* por Enlow (1966b). Con la presencia del tejido lamelar (*LAM*) avascular en la niñez –AL20022–, se propone como primera interpretación que la aparición de este tejido puede estar indicando el «sellado» de los huesos de la bóveda craneal perinatal minimizando su porosidad, mientras que su tamaño se incrementa simultáneamente. Bajo esta idea podemos especular si este proceso de sellado puede estar implicado en ayudar a controlar la termorregulación cerebro-craneal antes de alcanzar la maduración final del tejido. El remodelado aumenta con la edad ya que en el individuo que se encontraba en la niñez, AL20022, se han observado grandes áreas de remodelado cortical –espacios de reabsorción (*RS*) y osteonas secundarias (*SO*)– en el tejido lamelar del hueso parietal y occipital. Por otra parte, los tres individuos presentaban un patrón similar aumentando la proporción de vascularización (*VASC*) desde la región posterior a la anterior, del occipital al frontal. Estas dos características –la variación del remodelado y la *VASC* entre los tres huesos– concuerdan con la idea de que la microestructura del hueso reproduce el sentido preferencial de crecimiento de los huesos de la bóveda de acuerdo con lo descrito en la literatura –occipital deriva del latín *occipio* que significa comenzar (Scheuer y Black, 2000)– y podría empezar desde la región posterior del cráneo (representado por la flecha curva en la parte inferior de la Fig. 7.2).

Sin embargo, el adolescente y el adulto de AL presentaron un patrón diferente. En el adolescente la matriz del tejido mineralizado representó una gran extensión mientras que la diploe aparecía muy reducida (representando menos del 20 % de la *VASC*). La apariencia sinuosa de la matriz evidencia la acción de dos fenómenos. Por una parte, el aumento del remodelado secundario, con mayor número de osteonas secundarias (*SO*) respecto a etapas previas de la infancia y niñez y que, en apariencia, son de pequeño diámetro (Curtis y Nawrocki, 2010). Por otro lado, representa la compactación del hueso esponjoso de la diploe –*compacted, course cancellous bone ECC*– (60, MOS). Estos valores altos del área mineralizada (*MA*) obtenidos en el adolescente podrían estar

relacionados con el pico de máxima mineralización descrito para la cortical del hueso durante la juventud –la mayor robustez ósea en los huesos largos– alcanzando el tamaño final de la sección (Ruff y Jones, 1981; Ruff *et al.*, 1994; Cambra-Moo *et al.*, 2014).

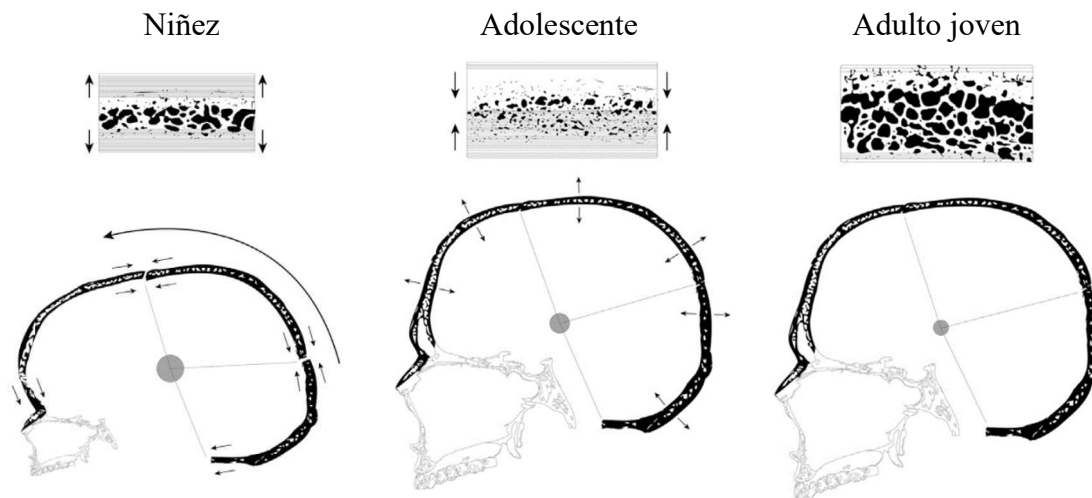


Figura 7.2. Propuesta de los patrones generales de crecimiento de los huesos de la bóveda craneal en diferentes etapas de la ontogenia. En la parte superior se muestra un esquema de la relación espacial de los datos histológicos y de compartimentalización –área mineral (MA) y vascularización (VASC)– y la extensión de los tipos de tejido –hueso lamelar *LAM*– en los tres individuos (niño, adolescente y adulto joven) de la colección de Almansa (AL). En la parte inferior se reflejan los cambios propuestos para el crecimiento del cráneo en la ontogenia –el incremento en la extensión durante la niñez, y el incremento en espesor en posteriores etapas hacia la adultez–. La flecha negra curva señala el sentido preferencial de crecimiento propuesto para los huesos de la bóveda. Imagen extraída de García Gil *et al.* (2016)

Finalmente, el adulto joven presentó los mayores valores de VASC con un valor medio de ~ 39 % registrándose porcentajes similares en el hueso occipital a los obtenidos en el infantil (valor medio ~ 33 %). El alto remodelado de la matriz ósea generó que el tejido *LAM* apareciera extremadamente reducido, siendo reconocible en la región subperióstica ectocraneal del frontal y endocraneal del parietal (Fig. 5.2C1-C2 del capítulo 5). El resultado más llamativo observado en las secciones histológicas del adulto joven fue la existencia de pequeños canales vasculares (véase flechas negras y línea roja en la Fig. 5.2C del capítulo 5), producto del remodelado secundario, que podrían estar permitiendo el contacto mediante capilares con la membrana perióstica ectocraneal. En nuestra propuesta se establece que, durante la maduración del tejido óseo, la microestructura del neurocráneo continúa cambiando localmente mediante el proceso de remodelado. Resultaría interesante evaluar si estos cambios guardan relación con la disipación de calor a través de los huesos de la bóveda durante la termorregulación de la cabeza (Bruner *et al.*, 2011; Hershkovitz *et al.*, 1999b; Jivraj *et al.*, 2009).

Esta propuesta inicial fue ampliada con el análisis posterior de nuevas secciones histológicas de huesos del neurocráneo. En primer lugar, se incluyó el análisis de huesos perinatales de la misma colección de Almansa (AL), con el objetivo de ampliar el conocimiento en las primeras etapas de desarrollo. Y posteriormente, se integró la información con los resultados obtenidos de la serie de individuos de la colección de San Nicolás (SN), en la que se han analizado individuos de diferentes etapas del desarrollo ontogenético. En estos individuos se realizó una estimación más precisa de la edad de muerte, la determinación de estado de desarrollo puberal y del sexo de los individuos, así como la evaluación de la presencia de otros caracteres de interés patológicos y no patológicos (para más detalles, véase el apartado 3.2.2 del capítulo 3).

- **Huesos perinatales de Almansa: compactación endocraneal y modelado intracortical hacia la diferenciación de la diploe**

Se ha constatado, gracias a los resultados obtenidos de los huesos de AL, que en la etapa perinatal la estructura del tejido tiene una apariencia trabecular, con grandes cavidades que representan una diploe inmadura (Sappey, 1874) y cuyos espacios contactan con las membranas ectocraneal y endocraneal. Estos forman un hueso altamente vascularizado formado por tejido de matriz fibrosa de rápida formación –entretejido (*WOV*) y de fibras paralelas (*PF*)– cuyo origen puede ser tanto perióstico como endóstico (Enlow, 1966b). Como ya se ha indicado, este tipo de organización se corresponde con el tejido denominado *fine cancellous* (*FC*), que según las descripciones de Enlow (1966b, 1968) aparece extensamente distribuido en el esqueleto prenatal y también puede distinguirse en localizaciones concretas en el esqueleto durante el desarrollo posnatal, donde el crecimiento regional se produzca particularmente rápido. Según los resultados histológicos expuestos a lo largo de esta tesis (véase el capítulo 5), los huesos perinatales de AL presentaron una diferencia en la organización microanatómica en diferentes regiones de la sección. En los extremos –los bordes osteogénicos que forman parte de las suturas–, la matriz del tejido estaba desorganizada y presentaba grandes cavidades vasculares en forma de placas paralelas estratificadas que se abrían al exterior perióstico. Por otra parte, en la región central del hueso el tejido trabecular había comenzado a compactarse mostrando una apariencia sinuosa (véase Fig. 5.1 en el capítulo 5). En los meses posteriores al nacimiento, los huesos del neurocráneo comenzarán a modelarse hacia la organización en tres tablas –la externa, la diploe y la interna–. De la apariencia histológica obtenida podemos interpretar que este proceso

comienza endocranealmente, con la compactación del tejido cortical de la sección media interna (SMI) del hueso. Esta observación coincide con lo descrito por Sappey (1874), quien indicaba que la tabla interna era la primera en formarse. Por otro lado, la sección media externa (SME) mantiene una tasa de formación rápida de tejido, generando una estructura con mayor porosidad en placas paralelas de tejido, comparable con la organización observada hacia los extremos suturales del hueso. Esta configuración coincide con la descrita en la cortical externa por Boyde *et al.* (1990) en huesos del neurocráneo a los cinco meses de edad posnatal, en el cual identificaba un «espacio diploico» en los huesos. Sin embargo, la edad de diferenciación entre la diploe y las dos tablas corticales en observaciones radiográficas se retrasa hasta los dos años de edad (Ohtsuki, 1977; Campillo *et al.*, 2003; Campillo y Subirà, 2004). De los huesos perinatales analizados en esta tesis, en la sección del hueso parietal –AL20025– se obtuvo el mayor valor de VASC (>34 %) de este grupo de edad y, además, se han identificado dos regiones –ecto y endocraneal– de hueso compacto reticular poroso y grandes espacios intracorticales con evidencias de modelado identificado zonas de reabsorción. Estas zonas podrían estar delimitando unas posibles cavidades diploicas. Por ello, se propone que el hueso parietal es el hueso de este estudio con la matriz más organizada y posiblemente maduro, seguido del frontal, si bien por el reducido tamaño de muestra no podemos afirmar que esta estructura corresponda a un individuo de mayor edad respecto a los otros dos huesos analizados: el frontal y el occipital.

• **Comparación con la serie de individuos no adultos de San Nicolás**

En primer lugar, los resultados obtenidos del análisis histológico de las secciones de la colección osteoarqueológica de SN estuvieron parcialmente condicionados por el estado de preservación microscópico de las diferentes secciones histológicas, principalmente por la bioerosión observada en la mayoría de los huesos (véase el capítulo 4). A pesar de ello, ha sido posible extraer algunas evidencias de los tipos de tejido y estructuras presentes en las secciones histológicas, así como el análisis de la compartimentalización.

Por una parte, se puede afirmar que los patrones de aparición del HL se corresponden con los descritos en el modelo propuesto anteriormente. Este tejido se ha localizado en las tablas externas e internas de los diferentes huesos y en todos los diferentes grupos de edad, incluidos los infantiles –SN102 y SN615– y el adulto joven –SN136–. La extensión

del tejido *LAM* ha dependido también del remodelado secundario, proceso acumulativo en la ontogenia. Las diferentes orientaciones de las canales observadas en los huesos del cráneo confieren una apariencia en ocasiones amorfa y reticular, no tanto por el número de *SO* presentes sino por la superposición de las estructuras producto del remodelado. La apariencia de la cortical remodelada observada en los huesos del cráneo no corresponde con la apariencia del hueso *harvesiano*, descrito en las secciones transversales de otros huesos, generalmente largos, como se ha observado en los húmeros de SN de esta tesis (véase Fig. 5.9 del capítulo 5). En los cortes transversales de otros huesos, los canales vasculares de *SO* son generalmente longitudinales, paralelos al eje axial del hueso (Hillier y Bell, 2007).

Del análisis histológico se puede afirmar que en los dos individuos infantiles –SN102 y SN615, de $1,5 \pm 0,5$ años– se encontraron presentes espacios diploicos, alineados longitudinalmente en la región central de la sección. Esta afirmación ha sido posible por la identificación de formación del tejido endóstico (*ELAM*) y la presencia de espacios y superficies de reabsorción (Fig. 5.5A-B, apartado 5). La formación y extensión de las cavidades diploicas parece ser un proceso vinculado al modelado, muy variable en el desarrollo y entre los diferentes huesos. En el estudio de Koenig *et al.* (1995), en el que se analizó mediante tomografía computarizada 96 cráneos, no se distinguen los espacios de la diploe en un 20 % de los individuos a los tres años, momento en el cual el espesor del cráneo representa menos de 50 % del que alcanzará en etapa adulta. Hay que considerar que en los huesos también puede tener lugar la deposición de tejido endóstico (*ELAM*) y generar la compactación del hueso esponjoso (*ECC*)–. Los valores de la compartimentalización obtenidos evidencian estos dos patrones de modelado intracortical. Hay dos individuos de SN que han destacado por los altos valores de la vascularización media de los huesos del cráneo. Por una parte, el infantil SN615 ha presentado un valor VASC ~ 46 %, y presentaba, además, un mayor espesor de la sección en comparación al otro infantil –SN102–. A su vez, en el adolescente SN595 el valor de la VASC alcanzaba un ~ 44 %. En este individuo –de 12 ± 3 años, de sexo femenino– se determinó que se encontraba en etapa pubescente en la fase del pico de velocidad máxima (*PHV*). Estos resultados contrastan con los altos valores de MA encontrados en otros individuos de SN –el infantil SN102, los juveniles SN256, SN42 y SN248.1– cuyo porcentaje de MA se sitúa entre el 12 - 14 % y de manera más notable en el adolescente SN371 con un MA media de ~ 92 %, aunque los resultados del individuo SN371 pueden

estar condicionados por la localización de las muestras –incluía dos áreas de sutura, sagital y lambdoidea–. Esta variación que no se observaba en los húmeros podría estar reflejando un considerable aumento de la vascularización de la sección tras eventos de rápido crecimiento del organismo. No obstante, la presencia de *LAM* en las secciones nos indica que la deposición del hueso superiástico ha continuado de manera lenta y organizada (Amprino y Godina, 1947, citado en McFarlin *et al.*, 2016).

Por otro lado, los individuos con alto porcentaje de MA concuerdan con la propuesta del adolescente de AL pudiendo estar relacionados con el pico de máxima mineralización, descrito para la cortical del hueso durante la juventud. En las etapas de transición desde la juventud a la adolescencia y adultez, el desarrollo puberal supone importantes cambios somatofísicos a nivel biológico, influenciados por la acción hormonal del eje hipotálamo-hipofisario-gónadas, y que generan el desarrollo de los caracteres secundarios sexuales y la adquisición de la capacidad reproductiva (Prado-Martínez, 2005; Bogin, 2020).

La variación direccional de los valores de vascularización observada en los huesos de AL –en sentido del occipital al frontal– no se ha evidenciado a partir de los resultados de los huesos del neurocráneo de la colección de SN. Hay que tener en cuenta la diversidad de localizaciones de las muestras del frontal y occipital que están condicionadas por la preservación macroscópicas de los huesos. De los resultados obtenidos sobre la compartimentalización del cráneo adulto de AL –AL20021– se ha observado que la relación del porcentaje de área mineral (MA) respecto a los espacios y canales vasculares (VASC) varía dependiendo de la localización de las muestras para un mismo hueso. Además, de la observación histomorfológica de las zonas de la sutura temporoparietal podemos indicar que las regiones periósticas de los huesos que contactan en esta sutura biselada (endocraneal para el temporal y ectocraneal para el parietal), podrían corresponder con la «línea inversa de circunvalación del cráneo» –*circumcranial reversal line*– que describía Enlow (1968). En próximos trabajos se plantea continuar con la exploración de la variación individual de los huesos en diferentes puntos, para comprender en más detalle si existe una relación de variación espacial de crecimiento y desarrollo entre los huesos de un mismo cráneo y contrastar si se cumple la propuesta de que la microestructura del hueso reproduce el sentido de crecimiento, comenzando en la región posterior del cráneo.

En este sentido, la interpretación histológica arroja una información de gran valor, ya que con la identificación de los tejidos se puede interpretar la acción del proceso de

modelado intracortical y los eventos de compactación del hueso trabecular, característicos de este fenómeno que dan lugar al ya nombrado tejido *compacted course cancellous bone* (Enlow, 1968; McFarlin *et al.*, 2016). En la temprana infancia podemos asumir que los cambios de la organización microanatómica varían notablemente en cortos intervalos de tiempo. Los tejidos fibrosos no lamelares característicos de este grupo de edad perinatal permiten una rápida formación de gran cantidad de tejido óseo en periodos cortos de tiempo (Enlow 1966b), mientras que el tejido *LAM* implica la deposición organizada del tejido en láminas paralelas. Por ello en futuros trabajos se considera realizar una exploración con un mayor número de individuos en este rango de edad y contando con huesos del mismo cráneo, para comprender en detalle tanto la variación de cada hueso como las diferencias de organización y ritmos de desarrollo entre los huesos del mismo individuo en esta primera etapa de vida. Dado la fragilidad de estos huesos del neurocráneo perinatal, cuyo espesor se mantenía alrededor del orden del milímetro, sería muy interesante continuar realizando una aproximación con metodologías no destructivas, como la tomografía microcomputarizada –microCT–. De esta forma se comprendería con detalle el momento de conformación de la diploe y de las tablas corticales, que, combinado con un análisis histológico de áreas más pequeñas de tejido, permitiría contrastar la organización mesoestructural y microscópica de los tejidos.

- **Vascularización y su papel en la termorregulación cerebro-craneal**

De la propuesta inicial del «sellado» de los huesos por la presencia de tejido lamelar (*LAM*) a partir de los cráneos de AL y de la corroboración de la presencia de este tejido desde la infancia en SN, se plantea el posible papel de este sellado en la termorregulación del encéfalo. La temperatura del cerebro depende, en primera instancia, del intercambio de temperatura del flujo cerebral sanguíneo aferente creando un gradiente de aumento exponencial hacia el interior del núcleo del cerebro (Zhu *et al.*, 2006), de tal manera que la temperatura decrece en las capas más superficiales por el intercambio de calor con el exterior. El sellado de los huesos del cráneo en la infancia y niñez, mediante la presencia de tejido lamelar organizado y avascular, podría contribuir a disminuir el efecto de la «profundidad protectora de temperatura» del cerebro –*temperature shielding lenght*– descrita por Zhu *et al.* (2006). Esta profundidad superficial de protección de temperatura parece depender del tamaño total del cerebro, y que resulta disminuir de espesor con la edad. En individuos prematuros de 27 semanas llega a superar los 12 mm, en edad perinatal alcanza los 8 mm y en el adulto se reduce a 6 mm (Zhu *et al.*, 2006).

Por último, en el individuo adulto joven SN136 se han observado, al igual que en los huesos del adulto de AL, pequeños canales en la tabla externa, contactando con la región subperióstica (véase Fig. 5.8C del capítulo 5). De acuerdo con las propuestas previas de la bibliografía, el flujo sanguíneo cerebral aumenta durante la ontogenia, por lo tanto, el incremento del remodelado secundario y de la presencia de estos pequeños canales en diversas secciones del cráneo podrían estar relacionados con cambios locales de intercambio de calor entre el cráneo y el cuero cabelludo (Zhu *et al.*, 2006). El crecimiento y desarrollo del cráneo está íntimamente vinculado con el del encéfalo que rodea. El control de la regulación de la temperatura de este órgano, que además presenta una alta actividad metabólica, debe resultar un evento clave en la ontogenia, así como en la evolución del linaje humano. La regulación de la temperatura y disipación de calor derivado de la actividad metabólica del cerebro, depende del flujo sanguíneo cerebral mediante las arterias que penetran la corteza cerebral y de las venas eferentes (Bruner *et al.*, 2012; Pířová *et al.*, 2017). Por otra parte, la teoría del «radiador cerebral», relaciona la evolución del sistema anatómico vascular con la termorregulación del cerebro combinado con el aumento del tamaño cerebral y el bipedalismo (Falk, 1990, 2015).

Además, hay que considerar que los vasos del sistema cerebral también contribuyen a la irrigación de los huesos del cráneo. La vascularización endocraneal que irriga las meninges –la arteria meníngea media– genera los relieves endocraneales característicos de los huesos parietales adultos. Además, estos canales vasculares pueden atravesar la cortical, conectando los espacios endocraneales y ectocraneales gracias al sistema venoso diploico (García-González *et al.*, 2009). Esto parece tener un desarrollo progresivo no lineal en la ontogenia, sin guardar relación su desarrollo con el tamaño cerebral y aumentando de complejidad especialmente en la etapa adulta (Rangel-de Lázaro *et al.*, 2020). Resultaría de gran interés evaluar si los cambios histológicos y de la vascularización del tejido óseo guardan realmente relación con la disipación de calor a través de los huesos de la bóveda durante la termorregulación (Hershkovitz, *et al.*, 1999b; Jivraj *et al.*, 2009; Bruner *et al.*, 2011).

• Limitaciones del estudio

A través de la exposición de los resultados de los capítulos 4, 5 y 6 y su posterior discusión se ha podido comprobar que el estudio histológico de huesos arqueológicos implica una serie de limitaciones inherentes a su procedencia y a su estado de

preservación, como se ha analizado en el capítulo 4. En primer lugar, el estudio de los huesos del cráneo de la colección de AL incluidos en esta tesis no representa una serie ontogenética. Sin embargo, la interpretación histológica de estos huesos ha permitido realizar una primera aproximación al estudio del cambio histológico con la edad, con la identificación de los tejidos característicos y de los patrones del modelado y remodelado histológico en huesos del neurocráneo (García Gil *et al.*, 2016), así como en otras unidades esqueléticas (Cambra-Moo *et al.*, 2012; 2014; Nacarino-Meneses *et al.*, 2012; Audije-Gil, 2015; Audije-Gil *et al.*, 2017b; García-Martínez *et al.*, 2017). En segundo lugar, los huesos del cráneo de los individuos de la colección de AL no mantenían la conexión anatómica debido a que proceden de un osario. Esto ha condicionado, inevitablemente, el número de individuos susceptibles de estudio. Sin embargo, derivado de su procedencia ha sido posible plantear investigaciones más invasivas en los huesos que no sería factible realizar en otras colecciones –como las realizadas en los huesos perinatales, en los que se ha analizado la sección transversal completa del hueso (Fig. 5.1) o en el adulto en el que se han estudiado 22 secciones histológicas de diferentes localizaciones en el cráneo AL20021 (Fig. 5.3).

La caracterización de los tipos de tejidos a partir del análisis histológico de secciones histológicas puede ser crucial no solo para alcanzar una mejor comprensión de la variación morfológica y de la compartimentalización, sino para comprender mejor las variaciones fisiológicas durante la ontogenia y evolución humana (García Gil *et al.*, 2016). Con la incorporación de los individuos de SN se ha podido estudiar un rango más amplio de individuos, desde la infancia a la etapa adulta, aunque hay que considerar que algunos grupos de edad han estado subrepresentados, como puede ser los referentes a la niñez. La representatividad de los individuos según su grupo puede interpretarse como un reflejo de la proporción de los individuos en la colección de origen. De los resultados sobre la infancia en San Nicolás de Murcia (González Martín, 1999) se determinó que un 26,6 % de individuos (N = 823) murieron antes de alcanzar la edad adulta. Aproximadamente la mitad de los no adultos de SN murieron en los primeros cuatro años de vida (N = 111), observándose también un ligero aumento de muertes en individuos adolescentes. El rango de edad entre 5 y 9 años se determinó que estaba representado por 34 individuos. En la presente tesis, después de la inspección macroscópica de los restos en la fase de selección del material, solo fue posible la inclusión de un único individuo infantil, SN174 (de 4 ± 1 año), que cumplió con los criterios establecidos. Sin embargo, a partir de los individuos

seleccionados, se ha podido inferir en aspectos biológicos relacionados con cambios y etapas ontogenéticas, especialmente al contar con la determinación de sexo y el estado puberal de los individuos entre las etapas juvenil y adolescente, y de restos aislados, como el caso de estudio del parietal MC2296 (Fig. 5.10). Todo ello abre nuevas posibles perspectivas de análisis como pueden ser la aproximación del estudio e identificación de fragmentos de hueso, así como de restos óseos alterados debido al tratamiento *post mortem* de los restos de los individuos por prácticas culturales como las cremaciones o el posible estudio de las marcas de crecimiento en huesos humanos y su interpretación. Conocer en más detalle la organización microanatómica de los huesos del neurocráneo permitirá, además, plantear nuevos enfoques para la interpretación de los fenómenos porosos en relación con la vascularización ectocraneal del hueso y de los signos considerados patológicos.



Capítulo 8

CONCLUSIONES

8. CONCLUSIONES

En esta tesis se han estudiado histológicamente huesos del neurocráneo con el objetivo de conocer en mayor detalle su variación histomorfológica en individuos de diferentes grupos de edad. Las secciones histológicas analizadas proceden de individuos de origen arqueológico de tres colecciones diferentes. Los resultados han sido interpretados dentro de los principios del modelado y remodelado que dan forma a los huesos durante el crecimiento y desarrollo, y a su vez, se han comparado con la microanatomía de huesos largos como el húmero. Los resultados obtenidos a partir de las hipótesis y objetivos planteados en la presente investigación permiten proponer las siguientes conclusiones:

- I. Tal y como planteaba la hipótesis 1, donde se proponía la dependencia de la preservación en relación con el factor yacimiento, los resultados de esta tesis confirman esta hipótesis, cumpliendo así con el objetivo derivado 1.1. La evaluación del estado de preservación macro y microscópico de los huesos ha permitido identificar diferentes alteraciones según la colección de procedencia. Ello ha permitido plantear la posible influencia del tipo de enterramiento como factor extrínseco en la preservación: (i) El buen estado de preservación (macro y microscópico) de los huesos procedentes de la colección del osario de Almansa (AL) pueden deberse a su inicial enterramiento en ataúd y posterior traslado al depósito secundario. (ii) El buen estado de preservación macroscópico frente a la gran bioalteración microscópica en los huesos de la colección de San Nicolás (SN) permiten relacionar las alteraciones con la posible relación con el rito de enterramiento –con el cuerpo en contacto directo con el sedimento–. (iii) La muestra de hueso (MC2296) asociada a la colección del dolmen del Portillo de la Cortes ha presentado diferencias entre el estado de preservación macroscópico (bueno) y microscópico –alterado tafonómicamente por bioerosión–. Los resultados permiten reafirmar que un buen estado de preservación macroscópico no necesariamente es indicativo de la integridad histomorfológica de los huesos.
- II. La existencia de diferencias en la preservación de los restos óseos entre individuos de diferentes edades –propuesta en la hipótesis 1– no ha sido confirmada a partir de los resultados de esta tesis, desarrollados del objetivo 1.2 derivado, ya que no se han observado diferencias aparentes en el estado de preservación de los huesos

- en relación con la edad de los individuos. Por tanto, sería interesante explorar muestras que incluyan un mayor número de individuos, y en concreto de edades perinatales, en la niñez o adultos de mayor edad.
- III. En relación con la hipótesis de la existencia de diferencias de preservación entre huesos de un mismo individuo, los resultados obtenidos en esta tesis confirman este planteamiento, cumplido con los objetivos derivados (1.2). La preservación diferencial del lado derecho observada macroscópicamente en los huesos de San Nicolás (SN) permiten relacionar la preservación con el rito de enterramiento y la colocación del cuerpo –lado derecho en contacto con el sedimento–. Microscópicamente la mayor frecuencia de alteración de los húmeros por destrucciones focales microscópicas (*MFD*) plantea la posible influencia de las bacterias endógenas en la degradación de los huesos.
- IV. Los resultados obtenidos del análisis de la histología ósea en la presente investigación confirman la hipótesis 2, en la que se proponía que la sección histológica puede interpretarse como un reflejo de los diferentes eventos del modelado y remodelado de los huesos al avanzar la edad de los individuos. Los resultados obtenidos muestran cambios en la organización de los tejidos relacionados con la edad de los individuos en los diferentes huesos del cráneo, cumpliendo así con el objetivo 2.1 planteado. En este sentido, en los huesos perinatales la matriz presenta tejidos fibrosos con grandes áreas no mineralizadas –hueso entretejido (*WOV*) y hueso de fibras paralelas (*PF*). Cabe destacar la presencia de tejido lamelar avascular (*LAM*) en las regiones ecto y endocraneales en la infancia, así como la existencia de una gran variación intracortical de los tejidos. Se ha interpretado que esto es causado por el modelado, por cambios en la compactación del tejido endóstico (*compacted coarse cancellous bone, ECC*) y de la diploe, así como por la acumulación de estructuras del remodelado secundario al avanzar la edad de los individuos. En los individuos adolescentes y adultos aparecen canales vasculares contactando con la región perióstica ectocraneal.
- V. De la comparación de la variabilidad histología existente en los huesos del cráneo y en los huesos largos –húmeros– se ha confirmado la existencia de diferencias en la organización de los tejidos y su vascularización ente los huesos analizados –desarrollando así el objetivo 2.2–. La organización de los tipos de tejidos estudiados en los individuos de San Nicolás (SN) ha resultado diferente entre los

huesos del cráneo y los húmeros. La orientación de las osteonas secundarias y canales vasculares es muy variable en los huesos del cráneo, respecto a la orientación característica longitudinal observada en los huesos largos.

- VI. La presencia de marcas de crecimiento óseo –*bone growth mark*, *BGM*– identificadas en el tejido lamelar (*LAM*) de los huesos del cráneo y húmeros –cuyo estudio no estaba planteado inicialmente entre los objetivos de la presente tesis– abren la posibilidad a nuevos planteamientos en la investigación de los ritmos de crecimiento, así como de los posibles factores que pueden influenciar en el desarrollo, en la salud y en la enfermedad de los individuos de las poblaciones del pasado.
- VII. Tal como se planteaba en la hipótesis 3, en la que se proponía la existencia de variación de los compartimentos –meso y microestructurales– a nivel individual –entre los huesos– y ente individuos de diferentes edades. Los resultados de la compartimentalización de los huesos –área mineralizada (MA), vascularización (VASC) así como la cavidad medular (CM) en huesos largos– obtenidos en esta tesis han permitido confirmar esta hipótesis, identificando diferencias entre individuos de diferente edad y a nivel individual, desarrollando completamente el objetivo 3.1. En el adulto de San Nicolás (SN) la extensión del área mineral ha resultado mayor en el lado derecho de los huesos del cráneo respecto al izquierdo, más vascularizado.
- VIII. La organización mesoestructural de los huesos del cráneo en tres tablas –tabla externa, interna y la diploe–, planteada en la hipótesis 3, ha sido confirmada a partir del desarrollo del objetivo derivado (3.2) mediante el análisis espacial de las secciones histológicas del cráneo en dos mitades: sección media externa, ectocraneal (SME) y sección media interna, o intracraneal (SMI). Los resultados obtenidos han permitido identificar una diferencia general en la distribución de los compartimentos entre las dos secciones. De manera general la extensión del área mineralizada (MA) ha sido mayor en la sección media externa (SME) en los huesos del cráneo, mientras que la vascularización ha sido mayor en la sección media interna (SMI).
- IX. Tal como se enunciaba en la hipótesis 4, en la que se proponía la posibilidad de realizar inferencias en relación con la determinación de la edad a partir de metodologías histomorfométricas o histomorfológicas, los resultados de esta tesis han permitido confirmar esta hipótesis a partir del desarrollo del objetivo 4, en su

aplicación al caso de estudio del hueso parietal (MC2296) del Portillo de las Cortes. A partir de los resultados de la compartimentalización obtenidos de los húmeros y huesos parietales se puede plantear la posibilidad de realizar inferencias sobre la estimación de la edad a partir de secciones histológicas. Se han identificado patrones de cambio en las proporciones de los compartimentos en diferentes edades, más marcados en los húmeros en diferentes etapas: (i) en la infancia –la cavidad vascular ocupa más del 50 % de la sección–; (ii) en la etapa juvenil –mayor extensión del área mineral (MA) de la matriz–; (iii) en la adolescencia, en etapas del desarrollo puberal –aumento de la vascularización (VASC) de la sección–. La continuación de la investigación siguiendo esta aproximación puede resultar de gran utilidad para su posible aplicación como metodología complementaria aplicada a la identificación, p. ej., de restos fragmentados o alterados tafonómicamente.

- X. Por último, en relación con la hipótesis 5, en la que se proponía que los huesos del cráneo crecen y se desarrollan de acuerdo con unos patrones de modelado y remodelado, la integración de los resultados histológicos y de la compartimentalización en la discusión general han permitido confirmar esta hipótesis a partir del desarrollo del objetivo 5. Los resultados obtenidos en esta tesis demuestran que la exploración histológica proporciona una información de gran valor, ya que a partir de la identificación de la microanatomía se puede interpretar la organización «estratigráfica» de los tejidos, la velocidad a la que fueron depositados y el cambio por los procesos de modelado y reconfiguración de los compartimentos microestructurales. En los huesos del neurocráneo se propone la presencia de tejido lamelar (*LAM*) en la región subperióstica desde la temprana infancia podría indicar el «sellado» de los huesos de la bóveda craneal minimizando la porosidad, frente a la presencia de canales vasculares en la región subperióstica ectocraneal en adolescentes y adultos jóvenes, por lo que se plantea el posible papel del tejido lamelar (*LAM*) y los canales vasculares en la termorregulación del encéfalo en estas etapas. A su vez, los diferentes valores de compartimentalización han permitido evidenciar dos patrones de modelado intracortical: (i) El aumento de la vascularización (VASC) debido a la expansión configuración de la diploe. Este cambio se ha interpretado desde la configuración perinatal –cuya matriz está organizada con tejidos fibrosos de apariencia reticular y diversas áreas no mineralizadas– la configuración de la

diploe en huesos infantiles –con la aparición de zonas de reabsorción intracorticales– acompañado del crecimiento en espesor. (ii) El aumento del área mineralizada en la sección en relación con los eventos de modelado por compactación del hueso trabecular dando lugar al tejido *compacted course cancellous bone* –ECC–.



Capítulo 9

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abzhanov, A., Rodda, S. J., McMahon, A. P., y Tabin, C. J. (2007). Regulation of skeletogenic differentiation in cranial dermal bone. *Development*, 134(17), 3133-3144.
- Águila, F. J., y Enlow, D. H. (1993). *Crecimiento craneofacial: Ortodoncia y ortopedia*. Caracas, Venezuela: Actualidades Médico-Odontológicas Latinoamérica C.A.
- Aguilar Lazagabaster, I. (2011). *El conocimiento de las poblaciones del pasado a través de los restos óseos: Estudio del osario de la Iglesia de Santa María de la Soledad, Almansa (Albacete, S. XIII - XVIII). Creación de un catálogo digital mediante una base de datos relacional en red* (Proyecto Fin de Carrera). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.:
- Aiello, L., y Dean, C. (2002). *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Londres, Reino Unido, Elsevier Academic Press.
- Alexander, S. L., Rafaels, K., Gunnarsson, C. A., y Weerasooriya, T. (2019). Structural analysis of the frontal and parietal bones of the human skull. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 90, 689-701.
- AlQahtani, S. J., Hector, M. P., y Liversidge, H. M. (2010). Brief communication: the London atlas of human tooth development and eruption. *American Journal of Physical Anthropology*, 142(3), 481-490.
- Alves, J. C., Wafae, G. C., Coelho, D. D. P., Wafae, N., Coelho, V. D. A., Pereira, E., y Ruiz, C. R. (2009). Sagittal suture of the human cranium and the time of closing. *International Journal of Morphology*, 27(2), 469-473.
- Anderson, P. J., Netherway, D. J., David, D. J., y Self, P. (2006). Scanning electron microscope and micro-CT evaluation of cranial sutures in health and disease. *Journal of Craniofacial Surgery*, 17(5), 909-919.
- Anderson, P. J., Yong, R., Surman, T. L., Rajion, Z. A., y Ranjitkar, S. (2014). Application of three-dimensional computed tomography in craniofacial clinical practice and research. *Australian Dental Journal*, 59(s1), 174-185.
- Anzelmo, M., Barbeito-Andrés, J., Ventrice, F., Pucciarelli, H. M., y Sardi, M. L. (2013). Ontogenetic patterns of morphological variation in the ectocranial human vault. *The Anatomical Record*, 296(7), 1008-1015.
- Anzelmo, M., Ventrice, F., Barbeito-Andrés, J., Pucciarelli, H. M., y Sardi, M. L. (2015).

- Ontogenetic changes in cranial vault thickness in a modern sample of *Homo sapiens*. *American Journal of Human Biology*, 27(4), 475-485.
- Aubert, M., Pike, A. W. G., Stringer, C., Bartsiokas, A., Kinsley, L., Eggins, S., Day, M., y Grün, R. (2012). Confirmation of a late middle Pleistocene age for the Omo Kibish 1 cranium by direct uranium-series dating. *Journal of Human Evolution*, 63(5), 704–710.
- Audije-Gil, J. (2015). *Analyse de la microarchitecture du fémur humain en croissance normale et pathologique (cribra femoris): comparaison des apports de la paléohistologie classique et de la microtomodensitométrie* (Memoria Fin de Master). Université de Bordeaux, Burdeos.
- Audije-Gil, J., Cambra-Moo, O., García Gil, O., y González Martín, A. (2017a). Cartografiando a anatomía. En Á. García Quintana, P. Callapez Tonicher, y F. Barroso-Barcenilla (Eds.), *Los mapas de la Naturaleza Os mapas da Natureza. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (2ª época, XIV pp. 343-362). Madrid, España: Real Sociedad Española de Historia Natural.
- Audije-Gil, J., García Gil, O., Cambra-Moo, O., González Martín, A., Ritemard, C., y Coqueugniot, H. (2017b). Comparing the contributions of classical palaeohistology and μ CT: Strong and weak points of each technique. En S. Barrios de Pedro, C. Blanco Moreno, A. de Celis, J. Colmenar, E. Cuesta, D. García-Martínez, F. Gascó, A., Jacinto, E. Malafaia, M. Martín Jiménez, C. de Miguel Chaves, P. Mocho, V. Pais, A. Páramo Blázquez, S. Pereira, A. Serrano Martínez, y D. Vidal (Eds.), *A Glimpse of the Past. Abstract book of the XV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología/XV Encontro de Jovens Investigadore em Paleontologia* (pp. 55-59). Lisboa, Portugal.
- Baab, K. L., Freidline, S. E., Wang, S. L., y Hanson, T. (2010). Relationship of cranial robusticity to cranial form, geography and climate in *Homo sapiens*. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(1), 97-115.
- Balzeau, A. (2006). Are thickened cranial bones and equal participation of the three structural bone layers autapomorphic traits of *Homo erectus*? *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 18(3-4), 145-163.
- Balzeau, A. (2013). Thickened cranial vault and parasagittal keeling: Correlated traits and

- autapomorphies of *Homo erectus*? *Journal of Human Evolution*, 64(6), 631-644.
- Baral, P., Koirala, S., y Gupta, M. K. (2013). Calvarial Thickness of Nepalese skulls- Computerised Tomographic (CT) study. *Anatomy & Physiology: Current Physiology*, 4(2), 140.
- Barbeito-Andrés, J., Sardi, M. L., Anzelmo, M., y Pucciarelli, H. M. (2012). Matrices funcionales e integración morfológica. Un estudio ontogenico de la bóveda y el maxilar. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 14(1), 79-87.
- Barbeito-Andrés, J., Ventrice, F., Anzelmo, M., Pucciarelli, H. M., y Sardi, M. L. (2015). Developmental covariation of human vault and base throughout postnatal ontogeny. *Annals of Anatomy*, 197, 59-66.
- Barrientos, G., Sarmiento, P., y Galligani, P. (2016). Evaluación de la diagénesis ósea mediante el uso de microscopía electrónica de barrido (MEB): aproximaciones analíticas aplicables a muestras arqueológicas. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 18(2).
- Bartsiokas, A. (2002). Hominid cranial bone structure: a histological study of Omo 1 specimens from Ethiopia using different microscopic techniques. *The Anatomical record*, 267(1), 52-59.
- Bass, W. M. (2005). *Human Osteology: a Laboratory and Field Manual*. Columbia (Misuri), Estados Unidos: Missouri Archaeology Society.
- Bayliss, L., Mahoney, D. J., y Monk, P. (2012). Normal bone physiology, remodelling and its hormonal regulation. *Surgery*, 30(2), 47-53.
- Beaudet, A., Carlson, K. J., Clarke, R. J., de Beer, F., Dhaene, J., Heaton, J. L., Pickering, T. R., y Stratford, D. (2018). Cranial vault thickness variation and inner structural organization in the StW 578 hominin cranium from Jacovec Cavern, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 121, 204-220.
- Beck, L. A. (2017). Kidder, Hooton, Pecos, and the Birth of Bioarchaeology. En J. E. Buikstra y L. A. Beck (Eds.), *Bioarchaeology . The Contextual Analysis of Human Remains* (pp. 83-94). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Routledge.
- Beederman, M., Farina, E. M., y Reid, R. R. (2014). Molecular basis of cranial suture biology and disease: Osteoblastic and osteoclastic perspectives. *Genes & Diseases*, 1(1), 120-

125.

- Bell, L. S. (2012a). Histotaphonomy. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 241-296). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press
- Bell, L. S. (2012b). Identifying postmortem microstructural change to skeletal and dental tissues using backscattered electron imaging. En L. S. Bell (Ed.), *Forensic Microscopy for Skeletal Tissues: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology* (volumen 915, pp. 173-190). Totowa (Nueva Jersey), Estados Unidos: Humana Press.
- Bell, L. S., y Elkerton, A. (2008). Unique marine taphonomy in human skeletal material recovered from the medieval warship *Mary Rose*. *International Journal of Osteoarchaeology*, 18(5), 523-535.
- Bell, L. S., Skinner, M. F., y Jones, S. J. (1996). The speed of post mortem change to the human skeleton and its taphonomic significance. *Forensic Science International*, 82(2), 129-140.
- Bello, S. M., y Andrews, P. (2006). The intrinsic pattern of preservation of human skeletons and its influence on the interpretation of funerary behaviours. En R. Gowland, y C. Knüsel, *Social Archaeology of Funerary Remains* (pp. 1-13). Oxford, Reino Unido: Oxbow Books.
- Bello, S. M., Parfitt, S. A., y Stringer, C. B. (2011). Earliest directly-dated human skull-cups. *PLoS ONE*, 6(2), e17026.
- Bello, S. M., Thomann, A., Signoli, M., Dutour, O., y Andrews, P. (2006). Age and sex bias in the reconstruction of past population structures. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(1), 24-38.
- Besednjak, A. (2005) *Materiales compuestos. Procesos de fabricación de barcaciones*. Barcelona: Edicions UPC.
- Bogin, B. (2020). *Patterns of Human Growth* (3.^a edición). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Booth, T. J. (2014). *An Investigation into the Relationship between Bone Diagenesis and Funerary Treatment* (Tesis Doctoral). University of Sheffield, Sheffield, Reino Unido.

- Booth, T. J. (2016). An investigation into the relationship between funerary treatment and bacterial bioerosion in european archaeological human bone. *Archaeometry*, 58(3), 484-499.
- Booth, T. J. (2017). The rot sets in: low-powered microscopic investigation of taphonomic changes to bone microstructure and its application to funerary contexts. En D. Errickson, y T. Thompson (Eds.), *Human Remains: Another Dimension* (pp. 7-28). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Booth, T. J., y Madgwick, R. (2016). New evidence for diverse secondary burial practices in Iron Age Britain: A histological case study. *Journal of Archaeological Science*, 67, 14-24.
- Boruah, S., Paskoff, G. R., Shender, B. S., Subit, D. L., Salzar, R. S., y Crandall, J. R. (2015). Variation of bone layer thicknesses and trabecular volume fraction in the adult male human calvarium. *Bone*, 77, 120-134.
- Boulestin, B. (2015). Conservation du crâne et terminologie : pour en finir avec quelques mots de tête !. *BMSAP*, 27, 16-25.
- Boyde, A., Hendel, P., Hendel, R., Maconnachie, E., y Jones, S. J. (1990). Human cranial bone structure and the healing of cranial bone grafts: a study using backscattered electron imaging and confocal microscopy. *Anatomy and Embryology*, 181(3), 235-251.
- Brandi Fernández, A. (1992). *Paleodemografía Y Patología Dental de la población hispanomusulmana de Murcia. s XI-XIII* (Tesis Doctoral). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Brits, D., Steyn, M., y L'Abbé, E. N. (2014). A histomorphological analysis of human and non-human femora. *International Journal of Legal Medicine*, 128, 369-377.
- Bromage, T. G. (1982). Mapping remodeling reversals with the aid of the scanning electron microscope. *American Journal of Orthodontics*, 81(4), 314-321.
- Bromage, T. G. (2014). Donald H. Enlow: the integrative single double life of a hard tissue naturalist. *American Journal of Physical Anthropology*, 155(3), 319-321.
- Bromage, T. G., Goldman, H. M., McFarlin, S. C., Warshaw, J., Boyde, A., y Riggs, C. M. (2003). Circularly polarized light standards for investigations of collagen fiber

- orientation in bone. *The Anatomical Record*, 274(B), 157-168.
- Brönnimann, D., Portmann, C., Pichler, S. L., Booth, T. J., Röder, B., Vach, W., Schibler, J., y Rentzel, P. (2018). Contextualising the dead – Combining geoarchaeology and osteo-anthropology in a new multi-focus approach in bone histotaphonomy. *Journal of Archaeological Science*, 98, 45-58.
- Brothwell, D. R. (1987). *Desenterrando huesos. La excavación, tratamiento y estudio de restos del esqueleto humano*. Madrid, España: Fondo de Cultura Económica de España.
- Bruner, E., Averini, M., y Manzi, G. (2003). Endocranial traits. Prevalence and distribution in a recent human population. *European Journal of anatomy*, 7(1), 23-33.
- Bruner, E., de la Cuétara, J. M., y Musso, F. (2012). Quantifying patterns of endocranial heat distribution: brain geometry and thermoregulation. *American Journal of Human Biology*, 24(6), 753-762.
- Bruner, E., Mantini, S., Musso, F., de la Cuétara, J. M., Ripani, M., y Sherkal, S. (2011). The evolution of the meningeal vascular system in the human genus: from brain shape to thermoregulation. *American Journal of Human Biology*, 23(1), 35-43.
- Bruner, E., Ogiwara, N., y Tanabe, H. C. (2018). *Digital Endocasts*. Tokio, Japón: Springer Japan.
- Bueno Ramírez, P., Barroso Bermejo, R., y de Balbín Behrmann, R. (2016a). Between east and west: megaliths in the centre of the Iberian Peninsula. En L. Laporte y C. Scarre (Eds.), *The Megalithic Architectures of Europe* (pp. 157-166). Oxford, Reino Unido: Oxbow Books.
- Bueno Ramírez, P., Barroso Bermejo, R., de Balbín Behrmann, R., González Martín, A., Cambra-Moo, O., García Gil, O., Odriozola-Lloret, O., López, O., Escalante, S., Lancharro-Gutiérrez, M. A., y López Fraile, J. M. (2016b). Pasados releídos: el dolmen del Portillo de las Cortes, Guadalajara. *Boletín del Museo Arqueológico Nacional*, 34, 9-28.
- Buikstra, J. E. (2017). A historical introduction. En J. E. Buikstra y L. A. Beck (Eds.), *Bioarchaeology. The Contextual Analysis of Human Remains* (pp. 1-20). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Routledge.

- Buikstra, J. E. (2019). *Ortner's Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains* (3.^a edición). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Buikstra, J. E., y Ubelaker, D. H. (1994). *Standards for data collection from human skeletal remains*. Fayetteville (Arkansas), Estados Unidos: Arkansas Archaeological Survey Research Series, 44.
- Cambra-Moo, O., Barroso Bermejo, R., García Gil, O., Bueno Ramírez, P., Rascón Pérez, J., González Martín, A., y Balbín Behrmann, R. de (2018). Can histomorphology enhance the analysis of cremated human bones in an archaeological context? A case from the Lagunita I archaeological site, Santiago de Alcántara (Cáceres), Spain. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 20, 675-682.
- Cambra-Moo, O., Nacarino-Meneses, C., Díaz-Güemes, I., Enciso, S., García Gil, O., Llorente Rodríguez, L., Rodríguez Barbero, M. Á., de Aza, A. H., y González Martín, A. (2015). Multidisciplinary characterization of the long-bone cortex growth patterns through sheep's ontogeny. *Journal of Structural Biology*, 191(1), 1-9.
- Cambra-Moo, O., Nacarino-Meneses, C., Rodríguez Barbero, M. Á., García Gil, O., Rascón Pérez, J., Rello-Varona, S., Campo Martín, M., González Martín, A. (2012). Mapping human long bone compartmentalisation during ontogeny: A new methodological approach. *Journal of Structural Biology*, 178(3), 338-349.
- Cambra-Moo, O., Nacarino-Meneses, C., Rodríguez Barbero, M. Á., García Gil, O., Rascón Pérez, J., Rello-Varona, S., D'Angelo, M., Campo Martín, M., González Martín, A. (2014). An approach to the histomorphological and histochemical variations of the humerus cortical bone through human ontogeny. *Journal of Anatomy*, 224(6), 634-646.
- Campillo, D. (1992). Cicatrización del hueso craneal. *Munibe* 8, 33-49.
- Campillo, D. (1993). *Paleopatología. Los primeros vestigios de la enfermedad. Parte 2*. Barcelona, España: Fundación Uriach 1838.
- Campillo, D. (2002). *El cráneo infantil de Orce. El homínido más antiguo de Eurasia*. Barcelona, España: Ediciones Bellaterra.
- Campillo, D., Cuesta, M. M., García-Guixé, E., Chimenos, E., Devenat, L., y Baxarias, J.

- (2006). An occipital crest in an infant cranium from the Roman necropolis of Francolí (Tarragona, Spain): implications to the interpretation of the Orce skull. *Revista Española de Antropología Física*, 26, 93-101.
- Campillo, D., Rovira, M., Sánchez-Sánchez, J. A., Vila, S., Gibert, J., y Gibert, L. (2003). Radiographical study of skull fragment of Venta Micena (VM-0) (Orce, Granada Spain). *Human Evolution*, 18, 131-146.
- Campillo, D., y Subirà, E. (2004). *Antropología física para arqueólogos*. Barcelona, España: Ariel.
- Campo Martín, M. (2015). *Paleopatología de la columna vertebral en la población hispanomusulmana de San Nicolás (Murcia, s. XI – XIII)* (Tesis Doctoral). Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Carden, A., y Morris, M. D. (2000). Application of vibrational spectroscopy to the study of mineralized tissues (review). *Journal of Biomedical Optics*, 5(3), 259-268.
- Castanet, J., Croci, S., Aujard, F., Perret, M., Cubo, J., y de Margerie, E. (2004). Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. *Journal of Zoology*, 263(1), 31-39.
- Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., Meunier, F., y de Ricqlès, A. (1993). Bone and individual aging. En B. K. Hall (Ed.), *Bone: a treatise (volume 7)* (pp. 245-283). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Cattaneo, C., DiMartino, S., Scali, S., Craig, O. E., Grandi, M., y Sokol, R. J. (1999). Determining the human origin of fragments of burnt bone: A comparative study of histological, immunological and DNA techniques. *Forensic Science International*, 102(2-3), 181-191.
- Cattaneo, C., Porta, D., Gibelli, D., y Gamba, C. (2009). Histological determination of the human origin of bone fragments. *Journal of Forensic Sciences*, 54(3), 531-533.
- Cerny, R., Horáček, I., Olsson, L., Horáček, I., y Olsson, L. (2006). The trabecula cranii: development and homology of an enigmatic vertebrate head structure. *Animal Biology*, 56(4), 503-518.
- Child, A. M. (1995a). Microbial taphonomy of archaeological bone. *Studies in Conservation*, 40(1), 19-30.

- Child, A. M. (1995b). Towards and understanding of the microbial decomposition of archaeological bone in the burial environment. *Journal of Archaeological Science*, 22(2), 165-174.
- Chinsamy-Turan, A. (2005). *The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques*. Baltimore (Maryland), Estados Unidos: Johns Hopkins University Press.
- Cho, H., y Hwang, K. (2012). Histomorfometría en huesos parietales humanos. En V. Tiesler (Ed.), *Aplicaciones histomorfológicas en el estudio de restos humanos* (pp. 173-190). Mérida, México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Cohen, S. R., y Wexler, A. (1997). Craniofacial Growth. En J. W. Ferraro (Ed.), *Fundamentals of Maxillofacial Surgery* (pp. 28-52). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Springer.
- Collins, M. J., Nielsen-Marsh, C. M., Hiller, J., Smith, C. I., Roberts, J. P., Prigodich, R. V., Wess, T. J., Csapò, J., Millard, A. R., y Turner-Walker, G. (2002). The survival of organic matter in bone: a review. *Archaeometry*, 44(3), 383-394.
- Cool, S. M., Hendrikz, J., y Wood, W. (1995). Microscopic age changes in the human occipital bone. *Journal of Forensic Sciences*, 40(5), 789-796.
- Couly, G. F., Coltey, P. M., y Le Douarin, N. M. (1993). The triple origin of skull in higher vertebrates: a study in quail-chick chimeras. *Development*, 117(2), 409-429.
- Crowder, C. M. (2009). Histological age estimation. En S. Blau y D. H. Ubelaker (Eds.), *Handbook of Forensic Anthropology and Archaeology* (pp. 222-235). Walnut Creek (California), Estados Unidos: Left Coast Press.
- Cuijpers, A. G. F. M. (2006). Histological identification of bone fragments in archaeology: telling humans apart from horses and cattle. *International Journal of Osteoarchaeology*, 16(6), 465-480.
- Cuijpers, S. (2009). Distinguishing between the bone fragments of medium-sized mammals and children. A histological identification method for archaeology. *Anthropologischer Anzeiger*, 67(2), 181-203.
- Cummaudo, M., Cappella, A., Biraghi, M., Raffone, C., Márquez-Grant, y Cattaneo, C. (2018). Histomorphological analysis of the variability of the human skeleton: forensic

- implications. *International Journal of Legal Medicine*, 132(5), 1493-1503.
- Cummaudo, M., Cappella, A., Giacomini, F., Raffone, C., Márquez-Grant, N., y Cattaneo, C. (2019). Histomorphometric analysis of osteocyte lacunae in human and pig: exploring its potential for species discrimination. *International Journal of Legal Medicine*, 133(3), 711-718.
- Cunningham, C., Scheuer, L., y Black, S. (2016a). Bone Development. En C. Cunningham, L. Scheuer, y S. Black, *Developmental Juvenile Osteology* (pp. 19-35). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Cunningham, C., Scheuer, L., y Black, S. (2016b). The Skull. En C. Cunningham, L. Scheuer, y S. Black, *Developmental Juvenile Osteology* (pp. 43-148). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Cunningham, D. J., y Robinson, A. (1918). *Cunningham's Text-book of Anatomy* (5.^a edición). Nueva York (Nueva York): William Wood & Company.
- Cunningham, M. L., y Heike, C. L. (2007). Evaluation of the infant with an abnormal skull shape. *Current Opinion in Pediatrics*, 19(6), 645-651.
- Currey, J. D. (2002). *Bones. Structure and Mechanics*. Princeton (Nueva Jersey), Estados Unidos: Princeton University Press.
- Currey, J. D. (2008). Collagen and the mechanical properties of bone and calcified cartilage. En P. Fratzl (Ed.), *Collagen: Structure and Mechanics* (pp. 397-420). Boston (Massachusetts), Estados Unidos: Springer.
- Currey, J. D. (2012). The structure and mechanics of bone. *Journal of Materials Science*, 47, 41-54.
- Currey, J. D., Dean, M. N., y Shahar, R. (2017). Revisiting the links between bone remodelling and osteocytes : insights from across phyla. *Biological Reviews*, 92(3), 1702-1719.
- Curtis, J. M., y Nawrocki, S. P. (2010). Skeletal aging using frontal bone histomorphometrics. En K. E. Latham y M. Finnegan (Eds.), *Age Estimation of the Human Skeleton* (pp. 216-231). Springfield (Illinois), Estados Unidos: Charles C. Thomas Publisher Ltd.
- D'Angelo del Campo, M. D., Audije-Gil, J., Moreno Estefanell, L., Nacarino-Meneses, C., García Gil, O., Zapata Osorio, S., Cambra-Moo, O., y González Martín, A. (2017). An

- approach towards the effects of muslim burial rite on skull preservation. Two cases from hispanic-muslim cemeteries. *Anthropologie (1962-)*, 55(3), 285-296.
- Dal Sasso, G., Maritan, L., Usai, D., Angelini, I., y Artioli, G. (2014). Bone diagenesis at the micro-scale: Bone alteration patterns during multiple burial phases at Al Khiday (Khartoum, Sudan) between the Early Holocene and the II century AD. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 416, 30-42.
- Dart, R. A. (1922). The misuse of the term «Visceral». *Journal of Anatomy*, 56(Pt 3-4), 177-188.
- Davis, P. G. (1997). The bioerosion of bird bones. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7(4), 388-401.
- de Beer, G. R. (1937). The development of the vertebrate skull. En *The Anatomical Record*. Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Oxford University Press.
- de Boer, H. H. H., Van der Merwe, A. E. L., y Soerdjbalie-Maikoe, V. (2016). Human cranial vault thickness in a contemporary sample of 1097 autopsy cases: relation to body weight, stature, age, sex and ancestry. *International Journal of Legal Medicine*, 130, 1371-1377.
- de Margerie, E., Cubo, J., y Castanet, J. (2002). Bone typology and growth rate: Testing and quantifying “Amprino’s rule” in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes Rendus Biologies*, 325(3), 221-230.
- de Ricqlès, A. J. (1975). Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. *Annales de Paléontologie*, 61, 51-129.
- de Ricqlès, A. J. (2007). Fifty years after Enlow and Brown’s Comparative histological study of fossil and recent bone tissues (1956–1958): A review of Professor Donald H. Enlow’s contribution to palaeohistology and comparative histology of bone. *Comptes Rendus Palevol*, 6(8), 591-601.
- de Ricqlès, A. J. (2011). Vertebrate palaeohistology: Past and future. *Comptes Rendus Palevol*, 10(5-6), 509-515.
- de Ricqlès, A., Taquet, P., y de Buffrenil, V. (2009). “Rediscovery” of Paul Gervais’ paleohistological collection. *Geodiversitas*, 31(4), 943-971.

- de Souza Fernandes, A. C., Trinidad Neto, A. I., De Freitas, A. C., y De Moraes, M. (2011). Dimensional analysis of the parietal bone in areas of surgical interest and relationship between parietal thickness and cephalic index. *Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*, 69(11), 2930-2935.
- del Olmo Lianes, I., Bruner, E., Cambra-Moo, O., Molina Moreno, M., y González Martín, A. (2019). Cranial vault thickness measurement and distribution: A study with a magnetic calliper. *Anthropological Science*, 127(1), 47-54.
- Demoulin, F. (2005). Métodos osteológicos. En E. Rebato, C. Susanne, y B. Chiarelli (Eds.), *Para comprender la Antropología Biológica Evolución y Biología Humana* (pp. 117-128). Estella, España: Verbo Divino.
- Deutsch, D., Tam, O., y Stack, M. V. (1985). Postnatal changes in size, morphology and weight of developing postnatal deciduous anterior teeth. *Growth*, 49(2), 202-217.
- Di Ieva, A., Bruner, E., Davidson, J., Pisano, P., Haider, T., Stone, S. S., Cusimano, M. D., Tschabitscher, M., y Grizzi, F. (2013). Cranial sutures: a multidisciplinary review. *Child's Nervous System*, 29, 893-905.
- Doe, D. M., Rascón Pérez, J., Cambra-Moo, O., Campo Martín, M., y González Martín, A. (2017). Assessing pubertal stage in adolescent remains: an investigation of the San Nicolás Maqbara burial site (Murcia, Spain). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 11, 541-554.
- Dominguez, V. M., y Crowder, C. M. (2012). The utility of osteon shape and circularity for differentiating human and non-human Haversian bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 149(1), 84-91.
- Domínguez-Rodrigo, M., Fernández-López, S., y Alcalá, L. (2011). How can taphonomy be defined in the XXI century?. *Journal of Taphonomy*, 9(1), 1-13.
- Doro, D. H., Grigoriadis, A. E., y Liu, K. J. (2017). Calvarial suture-derived stem cells and their contribution to cranial bone repair. *Frontiers in Physiology*, 8, 956.
- Dressino, V., y Lamas, S. G. (2003). Teoría craneana funcional de Cornelis Jakob van der Klaauw: una teoría sobre adaptación morfológica. *Episteme, Porto Alegre*, 16, 99-110.
- Dressino, V., y Lamas, S. G. (2017). La hipótesis de la matriz funcional de Melvin Moss y su relación con los nuevos nodos disciplinares. En C. Paschetta, R. González-José, y J.

- L. Lanata (Eds.), *De Cómo Cruzar Fronteras en la Ciencia. Homenaje a Héctor M. Pucciarelli* (pp. 15-26). Puerto Madryn (Argentina): Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas.
- Duday, H. (1997). Antropología biológica “de campo”, tafonomía y arqueología de la muerte. En E. Malvido, G. Pereira, y V. Tiesler (Eds.), *El cuerpo humano y su tratamiento mortuario* (pp. 91-126). Ciudad de México, Mexico: Centro de Estudios Mexicanos y Centroamericanos.
- Duque-Parra, J. E., Barco-Ríos, J., y Vélez-García, J. F. (2019). Inconsistencies of the Terminologia Anatomica: First cervical vertebra named with the eponim atlas. *International Journal of Morphology*, 37(2), 412-415.
- Duterloo, H. S., y Enlow, D. H. (1970). A Comparative Study of Cranial Growth in Homo and Macaca. *American Journal of Anatomy*, 127(4), 357-367.
- Efremov, J. A. (1940). Taphomony: a new branch of geology. *Pan - American Geologist*, 74, 81-93.
- Eisová, S., Rangel-de Lázaro, G., Píšová, H., Pereira-Pedro, S., y Bruner, E. (2016). Parietal bone thickness and vascular diameters in adult modern humans: a survey on cranial remains. *The Anatomical Record*, 299(7), 888-896.
- Elahi, M. M. (1997). *A new predictable modality of cranial bone thickness* (Tesis Doctoral). McGill University, Montréal, Canadá.
- Elahi, M. M., Watkin, K. L., Hakim, M. S., Schloss, M. D., y Lessard, M. L. (1999). A new predictive modality of cranial bone thickness. *Annals of Plastic Surgery*, 42(6), 651-657.
- Enlow, D. H. (1963). *Principles of bone remodeling: an account of post-natal growth and remodeling processes in long bones and the mandible*. Springfield (Illinois), Estados Unidos: Charles C. Thomas Publisher Ltd.
- Enlow, D. H. (1966a). A comparative study of facial growth in *Homo* and *Macaca*. *American Journal of Physical Anthropology*, 24(3), 293-308.
- Enlow, D. H. (1966b). An evaluation of the use of bone histology in forensic medicine and anthropology. En F. G. Evans (Ed.), *Studies on the Anatomy and Function of Bone and Joints* (pp. 93-112).

- Enlow, D. H. (1968). *The human face: An account of the postnatal growth and development of the craniofacial skeleton*. New York (Nueva York), Estados Unidos: Harper & Row.
- Enlow, D. H., y Bang, S. (1965). Growth and remodeling of the human maxilla. *American journal of Orthodontics*, 51, 446-464.
- Enlow, D. H., y Hans, M. G. (1996). *Essentials of facial growth*. Filadelfia (Pensilvania), Estados Unidos: W. B. Saunders Ltd.
- Falk, D. (1980). Hominid brain evolution: the approach from paleoneurology. *American Journal of Physical Anthropology*, 23(S1), 93-107.
- Falk, D. (1987). Hominid paleoneurology. *Annual Review of Anthropology*, 16, 13-30.
- Falk, D. (1990). Brain evolution in Homo: the “radiator” theory. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 333-381.
- Falk, D. (2014). Interpreting sulci on hominin endocasts: old hypotheses and new findings. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 134.
- Falk, D. (2015). Evolution of the primate brain. En W. Henke, & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 1495-1525). Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin Heidelberg.
- Fazekas, I. G., y Kósa, F. (1978). *Forensic Fetal Osteology*. Budapest, Hungría: Akadémiai Kiadó.
- Ferembach, D., Schwidetzky, I., y Stoukal, M. (1980). Recommendations for age and sex diagnoses of skeletons. *Journal of Human Evolution*, 9, 517-549.
- Ferguson, J. W., y Atit, R. P. (2019). A tale of two cities: The genetic mechanisms governing calvarial bone development. *Genesis*, 57(1), e23246.
- Fernández-Jalvo, Y., y Andrews, P. (2016). Methods in taphonomy. En Y. Fernández-Jalvo, y P. Andrews, *Atlas of Taphonomic Identifications* (pp.7-22).
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Pesquero, D., Smith, C. I., Marín-Monfort, D., Sánchez, B., ... Alonso, A. (2010). Early bone diagenesis in temperate environments. Part I: Surface features and histology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 288(1-4), 62-81.
- Fernández-Jalvo, Y., Pesquero, M. D., y Tormo, L. (2016). Now a bone, then calcite.

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 444, 60-70.
- Fernández-López, S. R. (2000). Temas de tafonomía. Madrid, España: Departamento de Paleontología Universidad Complutense de Madrid.
- Flaherty, K., Singh, N., y Richtsmeier, J. T. (2016). Understanding craniosynostosis as a growth disorder. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology*, 5(4), 429-459.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L., y de Ricqlès, A. (1990). Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En J. G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends* (pp. 471-530). New York (Nueva York), Estados Unidos: Van Nostrand Reinhold.
- Freidline, S. E., Martínez-Maza, C., Gunz, P., y Hublin, J.-J. (2017). Exploring Modern human facial growth at the micro- and macroscopic levels. En C. Percival y J. Richtsmeier (Eds.), *Building Bones: Bone Formation and Development in Anthropology* (pp. 104-127). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Frost, H. M. (1958). Preparation of thin undecalcified bone sections by rapid manual method. *Stain Technology*, 33(6), 273-277.
- Frost, H. M. (1985). The “new bone”: Some anthropological potentials. *American Journal of Physical Anthropology*, 28(S6), 211-226.
- Fry, F. J., y Barger, J. E. (1978). Acoustical properties of the human skull. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 63(5), 1576–1590.
- Galligani, P., Sartori, J., y Barrientos, G. (2019). Bacterial bioerosion in human and animal bones from subtropical environments (Northern Pampa/Middle Paraná River Basin, República Argentina). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 25, 561-574.
- García-Barros, P. (2013). *El conocimiento de las poblaciones del pasado a través de los restos óseos: Aproximación a la interpretación de un espacio funerario: El cementerio hispano-musulmán de San Nicolás (Murcia)* (Proyecto Fin de Carrera). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- García Gil, O. (2014). Procesos de modelado y remodelado histológico en los huesos del cráneo. Estudio de restos arqueológicos. En *Másteres de la UAM: Año Académico*

2013-2014. Madrid, España: UAM Ediciones.

- García-Gil, O., Audije-Gil, J., Cambra-Moo, O., del Olmo Lianes, I., Molina Moreno, M., Canillas, M., Doe, D. M., y González Martín, A. (2018). Evaluation of macro- and micro-taphonomic preservation o non-adult remains from the hispano-muslim maqbara of San Nicolás (Murcia, Spain) reveals overall poor skeletal micropreservation and new histomorphological data. En R. A. Pellegrini y D. C. Parris (Eds.), *ISPH 2017 Fourth International Symposium On Paleohistology. Post-Symposium Publication* (pp. 50-60). Trenton (Nueva Jersey), Estados Unidos: New Jersey State Museum Investigations.
- García Gil, O., Cambra-Moo, O., Audije Gil, J., Nacarino-Meneses, C., Rodríguez Barbero, M. Á., Rascón Pérez, J., y González Martín, A. (2016). Investigating histomorphological variations in human cranial bones through ontogeny. *Comptes Rendus Palevol*, 15(5), 527-535.
- García-González, U., Cavalcanti, D. D., Agarwal, A., Gonzalez, F. L., Wallace, R. C., Spetzler, R. F., y Preul, M. C. (2009). The diploic venous system: surgical anatomy and neurosurgical implications. *Neurosurgical focus*, 27(5), E2.
- García-Martínez, D., García Gil, O., Cambra-Moo, O., Canillas, M., Rodríguez, M. A., Bastir, M., y González Martín, A. (2017). External and internal ontogenetic changes in the first rib. *American Journal of Physical Anthropology*, 164(4), 750-762.
- Garland, A. N. (1989). Microscopical analysis of fossil bone. *Applied Geochemistry*, 4(3), 215-229.
- Garland, A. N. (1993). An introduction to the histology of exhumed mineralized tissue. En G. Grupe, y A. N. Garland, *Histology of Ancient Human Bone: Methods and Diagnosis* (pp. 1-16). Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin Heidelberg.
- Garland, A. N., Janaway, R. C., y Roberts, C. A. (1988). A study of the decay processes of human skeletal remains from the Parish church of The Holy Trinity, Rothwell, Northamptonshire. *Oxford Journal of Archaeology*, 7(2), 235-249.
- Gilbert, S. F., y Barresi, M. J. F. (2016). *Developmental Biology* (11.ª edición). Sunderland (Massachusetts), Estados Unidos: Sinauer Associates Inc.
- Gocha, T. P., Robling, A. G., y Stout, S. D. (2018). Histomorphometry of human cortical

- bone. Applications to Age Estimation. En M. A. Katzenberg y A. L. Grauer (Eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton* (3.^a edición) (pp. 145-187). Hoboken (Nueva Jersey), USA: John Wiley & Sons Inc.
- Goldman, H. M., McFarlin, S. C., Cooper, D. M. L., Thomas, C. D. L., y Clement, J. G. (2009). Ontogenetic patterning of cortical bone microstructure and geometry at the human mid-shaft femur. *The Anatomical record*, 292(1), 48-64.
- González Martín, A. (1999). *Infancia y adolescencia en la Murcia Musulmana* (Tesis Doctoral). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- González Martín, A. (2008). Mitos y realidades en torno a la excavación, el tratamiento y el estudio de los restos arqueológicos no-adultos. En F. Gusi, S. Muriel, y C. Olaria, *Nasciturus, infans, puerulus vobis mater terra: la muerte en la infancia* (pp. 57-76). Castellón, España: Servicio de Publicaciones Diputación de Castellón.
- González Martín, A. (2018). *La posición del hombre en la naturaleza una revisión desde la atalaya privilegiada de 2017*. Madrid, España: UAM Ediciones.
- González Martín, A., Campo Martín, M., y Robles Rodríguez, F. J. (2003). Evolución de los fenómenos porosos en la bóveda craneal. En M. P. Aluja, A. Magosa, y R. M. Nogués (Eds.), *Antropología y Biodiversidad. Actas del XII Congreso de la Sociedad Española de Antropología Biológica* (pp. 229-245). Barcelona, España: Ediciones Bellaterra.
- González Martín, A., y Polo Cerdá, M. (2005). Lesiones Poróticas en el hueso inmaduro. En A. Cañellas Trobat (Ed.), *Nuevas perspectivas del diagnóstico diferencial en Paleopatología. Actas del VII Congreso Nacional de Paleopatología* (pp. 585-589). Mahón, España: Museu de Menorca.
- Gould, S. J. (1978). Morton's ranking of races by cranial capacity. *Science*, 200(4341), 503-509.
- Gould, S. J. (1991). Exaptation: a crucial tool for an Evolutionary Psychology. *Journal of Social Issues*, 47(3), 43-65.
- Gould, S. J. (2007). *La falsa medida del hombre*. Barcelona, España: Crítica.
- Gould, S. J. (2009). *El pulgar del panda* (3.^a edición). Barcelona, España: Crítica.
- Gould, S. J. (2010). *Dientes de gallina y dedos de caballo*. Barcelona, España: Crítica.

- Graf, W. (1949). Preserved histological structures in egyptian mummy tissues and ancient Swedish skeletons. *Cells Tissues Organs*, 8(3), 236-250.
- Gray, H, y Lewis, W. H. (1918). *Anatomy of the human body*. Filadelfia (Pensilvania), Estados Unidos: Lea & Febiger.
- Gross, J. B., y Hanken, J. (2008). Segmentation of the vertebrate skull: neural-crest derivation of adult cartilages in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *Integrative and comparative biology*, 48(5), 681-696.
- Grupe, G. (2018). Taphonomy and fossilization. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-8.
- Grupe, G., y Harbeck, M. (2015). En W. Henke, y I. Tattersall (Eds.), *Taphonomic and Diagenetic Processes* (pp. 417-439). Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin
- Grupe, G., y Piepenbrink, H. (1989). Impact of microbial activity on trace element concentrations in excavated bones. *Applied Geochemistry*, 4(3), 293-298.
- Guy, H., Masset, C., y Baud, C. A. (1997). Infant Taphonomy. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7(3), 221-229.
- Hackett, C. J. (1976). *Diagnostic Criteria of Syphilis, Yaws and Treponarid (Treponematoses) and of Some Other Diseases in Dry Bones*. Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin Heidelberg.
- Hackett, C. J. (1981). Microscopical focal destruction (tunnels) in exhumed human bones. *Medicine, Science and the Law*, 21(4), 243-265.
- Halcrow, S. E., y Tayles, N. (2011). The bioarchaeological investigation of children and childhood. En L. Meskell, R. A. Joyce, S. C. Agarwal, y B. A. Glencross (Eds.), *Social Bioarchaeology* (pp. 333-360). Chichester, Reino Unido: John Wiley & Sons Ltd.
- Halcrow, S. E., y Ward, S. M. (2018). Children in Bioarchaeology and Forensic Anthropology. En C. Smith (Ed.), *Encyclopedia of Global Archaeology* (pp. 1-6). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Springer.
- Hall, B. K. (2015). *Bones and cartilage: developmental and evolutionary skeletal biology* (2.^a edición). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.

- Hamed, E., y Jasiuk, I. (2013). Multiscale damage and strength of lamellar bone modeled by cohesive finite elements. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 28, 94-110.
- Hamed, E., Jasiuk, I., Yoo, A., Lee, Y. H., y Lyszka, T. (2012). Multi-scale modelling of elastic moduli of trabecular bone. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(72), 1654-1673.
- Hamed, E., Lee, Y., y Jasiuk, I. (2010). Multiscale modeling of elastic properties of cortical bone. *Acta Mechanica*, 213(1-2), 131-154.
- Hanihara, T., e Ishida, H. (2001a). Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. I. Supernumerary ossicle variations. *Journal of Anatomy*, 198(Pt 6), 689-706.
- Hanihara, T., e Ishida, H. (2001b). Os incae: variation in frequency in major human population groups. *Journal of Anatomy*, 198(2), 137-152.
- Hannaford, I. (1996). *Race: the history of an idea in the West*. Washington D. C., Estados Unidos: The Woodrow Wilson Center Press.
- Hanson, D. B., y Buikstra, J. E. (1987). Histomorphological alteration in buried human bone from the lower Illinois Valley: Implications for palaeodietary research. *Journal of Archaeological Science*, 14(5), 549-563.
- Hanson, M., y Cain, C. R. (2007). Examining histology to identify burned bone. *Journal of Archaeological Science*, 34(11), 1902-1913. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.01.009>
- Hatipoglu, H. G., Ozcan, H. N., Hatipoglu, U. S., y Yuksel, E. (2008). Age, sex and body mass index in relation to calvarial diploe thickness and craniometric data on MRI. *Forensic science international*, 182(1-3), 46-51.
- Hedges, R. E. M. (2002). Bone diagenesis: An overview of processes. *Archaeometry*, 44(3), 319-328.
- Hedges, R. E. M., Millard, A. R., y Pike, A. W. G. (1995). Measurements and relationships of diagenetic alteration of bone from three archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, 22(2), 201-209.
- Helms, J. A., y Schneider, R. A. (2003). Cranial skeletal biology. *Nature*, 423, 326-331.
- Henderson, J. (1987). Factors determining the state of preservation of human remains. En A.

- Boddington, A. N. Garland, y R. C. Janaway (Eds.), *Death, Decay and Reconstruction: Approaches to Archaeology and Forensic Science* (pp. 43–54). Manchester, Reino Unido: Manchester University Press.
- Herrmann, B., y Danielmeyer, A. (1994). Bone structures reflecting rhythm, seasonality, and life-style of past human populations. *Naturwissenschaften*, 81, 399-401.
- Hershkovitz, I., Greenwald, C., Latimer, B., Jellema, L. M., Wish-Baratz, S., Eshed, V., Dutour, O., y Rothschild, B. M. (2002). *Serpens endocrania symmetrica* (SES): A new term and a possible clue for identifying intrathoracic disease in skeletal populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 118(3), 201-216.
- Hershkovitz, I., Greenwald, C., Rothschild, B. M., Latimer, B., Dutour, O., Jellema, L. M., y Wish-Baratz, S. (1999a). Hyperostosis frontalis interna: An anthropological perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 109(3), 303-325.
- Hershkovitz, I., Greenwald, C., Rothschild, B. M., Latimer, B., Dutour, O., Jellema, L. M., Wish-Baratz, S., Pap, I., y Leonetti, G. (1999b). The elusive diploic veins: Anthropological and anatomical perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(3), 345-358.
- Hillier, M. L., y Bell, L. S. (2007). Differentiating human bone from animal bone: a review of histological methods. *Journal of forensic sciences*, 52(2), 249-263.
- Hirasawa, T., y Kuratani, S. (2015). Evolution of the vertebrate skeleton: morphology, embryology, and development. *Zoological Letters*, 1(2), 1-17.
- Hollinger, J. O. (2005). Morphogenesis, growth, modeling, and remodeling. En J. R. Lieberman, y G. E. Friedlaender (Eds.), *Bone Regeneration and Repair: Biology and Clinical Applications* (pp. 1-20). Totowa (Nueva Jersey), Estados Unidos: Humana Press.
- Hollund, H. I., Blank, M., y Sjögren, K.-G. (2018). Dead and buried? Variation in post-mortem histories revealed through histotaphonomic characterisation of human bone from megalithic graves in Sweden. *PLoS ONE*, 13(10), e0204662.
- Hollund, H. I., Jans, M. M. E., Collins, M. J., Kars, H., Joosten, I., y Kars, S. M. (2012). What happened here? Bone histology as a tool in decoding the postmortem histories of archaeological bone from Castricum, The Netherlands. *International Journal of*

- Osteoarchaeology*, 22(5), 537-548.
- Hollund, H. I., Jans, M. M. E., y Kars, H. (2014). How are teeth better than bone? An investigation of dental tissue diagenesis and state of preservation at a histological scale (with photo catalogue). *Internet Archaeology*, 36.
- Horner, J. R., de Ricqlès, A., y Padian, K. (1999). Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology*, 25(3), 295-304.
- Huang, A. H., Sun, H. H., Skolnick, G. B., y Woo, A. S. (2015). Thickness of calvarium and diploic space in children ages 0 to 17 as assessed by computed tomography. *European Journal of Plastic Surgery*, 38, 193-198.
- Hubbard, R. P. (1971). Flexure of layered cranial bone. *Journal of Biomechanics*, 4(4), 251-263.
- Huttenlocker, A. K., Woodward, H. N., y Hall, B. K. (2013). The biology of bone. En K. Padian, y E.-T. Lamm (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods Book: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation* (pp. 13-34). Berkeley, Los Ángeles (California), Estados Unidos: University of California Press.
- Hwang, K., Hollinger, J. O., Chung, R. S., y Lee, S. I. I. (2000). Histomorphometry of Parietal Bones Versus Age and Race. *Journal of Craniofacial Surgery*, 11(1), 17-23.
- Hwang, K., Kim, J. H., y Baik, S. H. (1999). The thickness of the skull in Korean adults. *Journal of Craniofacial Surgery*, 10(5), pp. 395-399.
- Isidro, A., y Malgosa Morera, M. A. (2003). *Paleopatología: La enfermedad no escrita*. Barcelona, España: Masson.
- Jacks, M., Sherburne, R., Lubell, D., Barker, C., y Wayman, M. (2001). Destruction of microstructure in archaeological bone: a case study from Portugal. *International Journal of Osteoarchaeology*, 11(6), 415-432.
- Jans, M. M. E. (2005). *Histological characterisation of diagenetic alteration of archaeological bone* (Tesis Doctoral). Vrije Universiteit, Amsterdam, Holanda.
- Jans, M. M. E. (2008). Microbial bioerosion of bone – a review. En M. Wisshak, y L. Tapanila

- (Eds.), *Current Developments in Bioerosion* (pp. 397-413). Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin Heidelberg.
- Jans, M. M. E. (2013). Microscopic Destruction of Bone. En J. T. Pokines y S. A. Symes (Eds.), *Manual of Forensic Taphonomy* (pp. 19-36). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Jans, M. M. E., Kars, H., Nielsen-Marsh, C. M., Smith, C. I., Nord, A. G., Arthur, P., y Earl, N. (2002). *In situ* preservation of archaeological bone: a histological study within a multidisciplinary approach. *Archaeometry*, 44(3), 343-352.
- Jans, M. M. E., Nielsen-Marsh, C. M., Smith, C. I., Collins, M. J., y Kars, H. (2004). Characterisation of microbial attack on archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 31(1), 87-95.
- Jiang, X., Iseki, S., Maxson, R. E., Sucov, H. M., y Morriss-Kay, G. M. (2002). Tissue origins and interactions in the mammalian skull vault. *Developmental Biology*, 241(1), 106-116.
- Jin, S. W., Sim, K. B., y Kim, S. D. (2016). Development and growth of the normal cranial vault: An embryologic review. *Journal of Korean Neurosurgical Society*, 59(3), 192-196.
- Jivraj, K., Bhargava, R., Aronyk, K., Quateen, A., y Walji, A. (2009). Diploic venous anatomy studied in-vivo by MRI. *Clinical Anatomy*, 22(3), 296-301.
- Jones, P. (2020). Hackett, Cecil John (1905–1995). *Australian Dictionary of Biography. National Centre of Biography, Australian National University*.
- Jordana, X., Marín-Moratalla, N., Moncunill-Solè, B., Nacarino-Meneses, C., y Köhler, M. (2016). Ontogenetic changes in the histological features of zonal bone tissue of ruminants: A quantitative approach. *Comptes Rendus Palevol*, 15(1-2), 255-266.
- Jung, Y.-S., Kim, H.-J., Choi, S.-W., Kang, J.-W., y Cha, I.-H. (2003). Regional thickness of parietal bone in Korean adults. *International Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*, 32(6), 638-641.
- Kardong, K. V. (2019). *Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution* (9.ª edición). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: McGraw-Hill Education.

- Kawasaki, K., y Richtsmeier, J. T. (2017). Association of the chondrocranium and dermatocranium in early skull formation. En C. J. Percival y J. T. Richtsmeier (Eds.), *Building Bones: Bone Formation and Development in Anthropology* (pp. 52-78). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Kendall, C., Eriksen, A. M. H., Kontopoulos, I., Collins, M. J., y Turner-Walker, G. (2018). Diagenesis of archaeological bone and tooth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 491, 21-37.
- Knüsel, C. J. (2014). Crouching in fear: Terms of engagement for funerary remains The recording example can be found at <http://jsa.sagepub.com/>. *Journal of Social Archaeology*, 14(1), 26-58.
- Koenig, W. J., Donovan, J. M., y Pensler, J. M. (1995). Cranial bone grafting in children. *Plastic and Reconstructive Surgery*, 95(1), 1-4.
- Kontopoulos, I., Nystrom, P., y White, L. (2016). Experimental taphonomy: post-mortem microstructural modifications in *Sus scrofa domesticus* bone. *Forensic Science International*, 266, 320-328.
- Kranioti, E. F., Rosas, A., García-Vargas, S., Estalrich, A., Bastir, M., Peña-Melián, A., y Peña-Melián, Á. (2009). Remodeling patterns of occipital growth: a preliminary report. *The Anatomical record*, 292(11), 1764-1770.
- Kuratani, S. (2005). Craniofacial development and the evolution of the vertebrates: the old problems on a new background. *Zoological Science*, 22(1), 1-19.
- Kurihara, S., Enlow, D. H., y Rangel, R. D. (1980). Remodeling reversals in anterior parts of the human mandible and maxilla. *Angle Orthodontist*, 50(2), 98-106.
- Lacruz, R. S., Bromage, T. G., O'Higgins, P., Arsuaga, J.-L., Stringer, C., Godinho, R. M., Warshaw, J., Martínez, I., Gracia-Tellez, A., Bermúdez de Castro, J. M., y Carbonell, E. (2015). Ontogeny of the maxilla in Neanderthals and their ancestors. *Nature Communications*, 6, 8996.
- Lacruz, R. S., Stringer, C. B., Kimbel, W. H., Wood, B., Harvati, K., O'Higgins, P., Bromage, T. G., Arsuaga, J. L. (2019). The evolutionary history of the human face. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 726-736.
- Lagacé, F., Schmitt, A., Martrille, L., Benassi, J., y Adalian, P. (2020). Using

- histomorphometry for human and nonhuman distinction: A test of four methods on fresh and archaeological fragmented bones. *Forensic Science International*, 313, 110369.
- Lambert, P. M., y Walker, P. L. (2018). Bioarchaeological ethics: Perspectives on the use and value of human remains in scientific research. En M. A. Katzenberg y A. L. Grauer (Eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton* (3.^a edición) (pp. 1-42). Hoboken (Nueva Jersey), USA: John Wiley & Sons Inc.
- Lana-Elola, E., Rice, R., Grigoriadis, A. E., y Rice, D. P. C. (2007). Cell fate specification during calvarial bone and suture development. *Developmental biology*, 311(2), 335-346.
- Larsen, C. S. (2002). Bioarchaeology: the lives and lifestyles of past people. *Journal of Archaeological Research*, 10(2), 119-166.
- Larsen, C. S. (2014). Bioarchaeology: Definition. En C. Smith (Ed.), *Encyclopedia of Global Archaeology* (pp. 888-889). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Springer.
- Larsen, C. S. (2017). The changing face of Bioarchaeology: an interdisciplinary science. En J. E. Buikstra y L. A. Beck (Eds.), *Bioarchaeology. The Contextual Analysis of Human Remains* (pp. 359-374). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Routledge.
- Larsen, C. S. (2018). Bioarchaeology. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-14.
- Le Lorc'h-Bukiet, I., Tulasne, J. F., Llorens, A., y Lesclois, P. (2005). Parietal bone as graft material for maxillary sinus floor elevation: Structure and remodeling of the donor and of recipient sites. *Clinical Oral Implants Research*, 16(2), 244-249.
- Lemmers, S. A. M., Gonçalves, D., Cunha, E., Vassalo, A. R., y Appleby, J. (2020). Burned fleshed or dry? The potential of bioerosion to determine the pre-burning condition of human remains. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 27, 972-991.
- Lewis, M., y Roberts, C. (1997). Growing pains: the interpretation of stress indicators. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7(6), 581-586.
- Lewis, M. (2006). *The Bioarchaeology of Children*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Lewis, M. (2018a). Children in bioarchaeology: Methods and interpretations. En M. A.

- Katzenberg y A. L. Grauer (Eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton* (3.^a edición) (pp. 117-144). Hoboken (Nueva Jersey), USA: John Wiley & Sons Inc .
- Lewis, M. (2018b). Biology and significance of the nonadult skeleton. *Paleopathology of Children. Identification of Pathological Conditions in the Human Skeletal Remains of Non-Adults*, 1-15. Londres, Reino Unido, Elsevier Academic Press.
- Lewis, M., y Rutty, G. N. (2003). The endangered child: the personal identification of children in forensic anthropology. *Science and Justice*, 43(4), 201-209.
- Lieberman, D. E. (1996). How and why humans grow thin skulls: experimental evidence for systemic cortical robusticity. *American Journal of Physical Anthropology*, 101(2), 217-236.
- Lieberman, D. E. (2011). *The Evolution of the Human Head*. Cambridge (Massachusetts), Estados Unidos: The Belknap Press.
- Lieberman, D. E., Ross, C. F., y Ravosa, M. J. (2000). The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology*, Suppl 31, 117-169.
- Lillie, E. M., Urban, J. E., Lynch, S. K., Weaver, A. A., y Stitzel, J. D. (2016). Evaluation of skull cortical thickness changes with age and sex from computed tomography scans. *Journal of Bone and Mineral Research*, 31(2), 299-307.
- Lillie, E. M., Urban, J. E., Weaver, A. A., Powers, A. K., y Stitzel, J. D. (2015). Estimation of skull table thickness with clinical CT and validation with microCT. *Journal of Anatomy*, 226(1), 73-80.
- Little, N., Rogers, B., y Flannery, M. (2011). Bone formation, remodelling and healing. *Surgery (Oxford)*, 29(4), 141-145.
- Liversidge, H. M., Dean, M. C., y Molleson, T. I. (1993). Increasing human tooth length between birth and 5.4 years. *American Journal of Physical Anthropology*, 90(3), 307-313.
- Locke, M. (2004). Structure of long bones in mammals. *Journal of morphology*, 262(2), 546-565.
- Lyman, R. L. (1994). *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge

University Press.

- Lyman, R. L. (2010). What taphonomy is, what it isn't, and why taphonomists should care about the difference. *Journal of taphonomy*, 8(1), 1-16.
- Lynnerup, N. (2001). Cranial thickness in relation to age, sex and general body build in a Danish forensic sample. *Forensic Science International*, 117(1-2), 45-51.
- Lynnerup, N., Astrup, J. G., y Sejrsen, B. (2005). Thickness of the human cranial diploe in relation to age, sex and general body build. *Head & Face Medicine*, 1, 13.
- Lynnerup, N., y Klaus, H. D. (2019). Fundamentals of Human Bone and Dental Biology. En J. E. Buikstra, *Ortner's Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains* (3.^a edición) (pp. 35-58). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Maggiano, C. M. (2012). Making the mold: a microstructural perspective on bone modeling during growth and mechanical adaptation. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 45-90). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Maggiano, C. M., Maggiano, I. S., Tiesler, V. , Chi-Keb, J. R., y Stout, S. D. (2016). Methods and theory in bone modeling drift: Comparing spatial analyses of primary bone distributions in the human humerus. *Journal of Anatomy*, 228(1), 190-202.
- Maggiano, I. S., Schultz, M., Kierdorf, H., Sosa, T. S., Maggiano, C. M., y Tiesler, V. (2008). Cross-sectional analysis of long bones, occupational activities and long-distance trade of the Classic Maya from Xcambó-archaeological and osteological evidence. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(4), 470-477.
- Maggiano, I. S., Maggiano, C. M., Tiesler, V., Chi-Keb, J. R., y Stout, S. D. (2015). Drifting Diaphyses: Asymmetry in Diametric Growth and Adaptation Along the Humeral and Femoral Length. *Anatomical Record*, 298(10), 1689-1699.
- Maggiano, I. S., Maggiano, C. M., Tiesler, V., Kierdorf, H., Stout, S. D., y Schultz, M. (2011). A distinct region of microarchitectural variation in femoral compact bone: Histomorphology of the endosteal lamellar pocket. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(6), 743-750.
- Mallouchou, M., Katikas, L., Stathopoulou, E., Papaioannou, N., Varagka, N., y Nakos, B.

- (2020). Mapping Cheshire Cats' Leg: A histological approach of cortical bone tissue through modern GIS technology. *Anatomical Science International*, 95, 104-125.
- Mandl, K., Novotny, F., Teschler-Nicola, M., y Weiss-Krejci, E. (2018). The corpse in the early Bronze Age. Results of histotaphonomic and archaeothanatological investigations of human remains from the cemetery of Franzhausen I, Lower Austria. *Archaeologia Austriaca*, 102, 135-168.
- Manifold, B. M. (2012). Intrinsic and Extrinsic Factors Involved in the Preservation of Non-Adult Skeletal Remains in Archaeology and Forensic Science. *Bulletin of the International Association for Paleodontology*, 6(2), 51-69.
- Manifold, B. M. (2013). Differential preservation of children's bones and teeth recovered from early medieval cemeteries: Possible influences for the forensic. *Anthropological Review*, 76(1), 23-49.
- Manifold, B. M. (2015). Skeletal preservation of children's remains in the archaeological record. *HOMO*, 66(6), 520-548.
- Marchiafava, V., Bonucci, E., y Ascenzi, A. (1974). Fungal osteoclasia: a model of dead bone resorption. *Calcified Tissue Research*, 14, 195-210.
- Marginadas, F., Rodríguez-Hidalgo, A., Soto, M., Bello, S. M., Cáceres, I., Huguet, R., y Saladié, P. (2020). Making skull cups: Butchering traces on cannibalised human skulls from five European archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, 114, 105076.
- Marín-Moratalla, N., Jordana, X., y Köhler, M. (2013). Bone histology as an approach to providing data on certain key life history traits in mammals: Implications for conservation biology. *Mammalian Biology*, 78(6), 422-429.
- Marsh, H. E. (2013). *Beyond thick versus thin : mapping cranial vault thickness patterns in recent Homo sapiens* (Tesis Doctoral). University of Iowa, Iowa, Estados Unidos.
- Martin, R. B., Burr, D. B., Sharkey, N. A., y Fyhrie, D. P. (2015). *Skeletal Tissue Mechanics*. Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Springer.
- Martínez, M. (1788). *Anatomia completa del hombre: con todos los hallazgos, nuevas doctrinas, y observaciones raras hasta el tiempo presente, y muchas advertencias necesarias para la cirugía segun el método con que se explica en nuestro Teatro de*

Madrid. Madrid, España: Impernta de Benito Cano.

- Martínez Maza, C. (2007). *Ontogenia y filogenia del modelado óseo en el esqueleto facial y la mandíbula de los hominoideos: estudio de la línea filogenética neandertal a partir de las muestras de Atapuerca-SH y el Sidrón* (Tesis Doctoral). Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Martínez-Maza, C., Rosas, A., y García-Vargas, S. (2006). Bone paleohistology and human evolution. *Journal of Anthropological Sciences*, 84, 33–52.
- Martínez-Maza, C., Rosas, A., y Nieto-Díaz, M. (2010). Brief communication: Identification of bone formation and resorption surfaces by reflected light microscopy. *American journal of physical anthropology*, 143(2), 313-320.
- Martínez-Maza, C., Rosas, A., y Nieto-Díaz, M. (2013). Postnatal changes in the growth dynamics of the human face revealed from bone modelling patterns. *Journal of Anatomy*, 223 (3), 228-241.
- Martínez-Navarro, B. (2002). The skull of Orce: parietal bones or frontal bones? *Journal of Human Evolution*, 43(2), 265-270.
- Martiniaková, M., Grosskopf, B., Omelka, R., Dammers, K., Vondráková, M., y Bauerová, M. (2007). Histological study of compact bone tissue in some mammals: A method for species determination. *International Journal of Osteoarchaeology*, 17(1), 82-90.
- Mays, S., Gowland, R. L., Halcrow, S. E., y Murphy, E. (2017). Child Bioarchaeology: Perspectives on the Past 10 Years. *Childhood in the Past*, 10(1), 38-56.
- McCollum, M. A. (2008). Nasomaxillary remodeling and facial form in robust *Australopithecus*: a reassessment. *Journal of Human Evolution*, 54(1), 2-14.
- McElhaney, J. H., Fogle, J. L., Melvin, J. W., Haynes, R. R., Roberts, V. L., y Alem, N. M. (1970). Mechanical properties of cranial bone. *Journal of Biomechanics*, 3(5), 495-511.
- McFarlin, S. C. (2006). *Ontogenetic variation in long bone microstructure in catarrhines and its significance for life history research* (Tesis Doctoral). City University of New York, Nueva York, Estados Unidos.
- McFarlin, S. C., Terranova, C. J., Zihlman, A. L., y Bromage, T. G. (2016). Primary bone

- microanatomy records developmental aspects of life history in catarrhine primates. *Journal of Human Evolution*, 92, 60-79.
- Menegaz, Kristina, Sublett Samantha, V., Figueroa, Said D. Hoffman, Timothy J. Ravosa, M. J., y Aldridge, R. A. (2010). Evidence for the influence of diet on cranial form and robusticity. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 293(4), 630-641.
- Miclau, T., Schneider, R. A., Frank Eames, B., y Helms, J. A. (2005). Common molecular mechanisms regulating fetal bone formation and adult fracture repair. En J. R. Lieberman, y G. E. Friedlaender (Eds.), *Bone Regeneration and Repair: Biology and Clinical Applications* (pp. 45-55). Totowa (Nueva Jersey), Estados Unidos: Humana Press.
- Millard, A. R. (2001). The Deterioration of Bone. En D. R. Brothwell, y A. M. Pollard, *Handbook of Archaeological Sciences* (pp. 637-647). Hoboken (Nueva Jersey), USA: John Wiley & Sons Inc.
- Mishina, Y., y Snider, T. N. (2014). Neural crest cell signaling pathways critical to cranial bone development and pathology. *Experimental Cell Research*, 325(2), 138-147.
- Miskiewicz, J. J., y Mahoney, P. (2016). Ancient human bone microstructure in medieval england: comparisons between two socio-economic groups. *The Anatomical Record*, 299(1), 42-59.
- Molina Moreno, M., García Gil, O., Cambra-Moo, O., Rodríguez Barbero, M. Á., García-Martínez, D., Nacarino-Meneses, C., Alonso García, A., del Olmo Lianes, I., Rascón Pérez, J., y González Martín, A. (2019). *Microanatomy of the petrous part of the temporal bone in perinatal human individuals*. Comunicación oral presentada en 5th International Symposium on Palaeohistology, Ciudad del Cabo, Sudáfrica.
- Montoya-Sanhueza, G., y Chinsamy, A. (2018). Cortical bone adaptation and mineral mobilization in the subterranean mammal *Bathyergus suillus* (Rodentia: Bathyergidae): effects of age and sex. *PeerJ*, 6, e4944.
- Moreira-Gonzalez, A., Papay, F. E., y Zins, J. E. (2006). Calvarial thickness and its relation to cranial bone harvest. *Plastic and Reconstructive Surgery*, 117(6), 1964–1971.
- Morimoto, N., Ogihara, N., Katayama, K., y Shiota, K. (2008). Three-dimensional

- ontogenetic shape changes in the human cranium during the fetal period. *Journal of Anatomy*, 212(5), 627-635.
- Morris, H., y Jackson, C. M. (1921). *Morris's human anatomy; a complete systematic treatise by English and American authors* (6.^a edición) . Filadelfia (Pensilvania), Estados Unidos: P. Blakiston's son & Company.
- Morris, H., y Jackson, C. M. (1933). *Morris' Human anatomy; a complete systematic treatise by English and American authors* (9.^a edición) . Filadelfia (Pensilvania), Estados Unidos: P. Blakiston's son & Company.
- Morriss-Kay, G. M. (2001). Derivation of the mammalian skull vault. *Journal of Anatomy*, 199(1-2), 143-151.
- Morriss-Kay, G. M., y Wilkie, A. O. M. (2005). Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: insights from human genetics and experimental studies. *Journal of Anatomy*, 207(5), 637-653.
- Moss, M. L. (1968). A theoretical analysis of the Functional matrix. *Acta Biotheoretica*, 18(1-4), 195-202.
- Moss, M. L. (1969). The differential roles of periosteal and capsular functional matrices in orofacial growth. *European Orthodontic Society*, 29 (s1), i96–i101.
- Moss, M. L. (1972). Twenty years of functional cranial analysis. *American Journal of Orthodontics*, 61(5), 479-485.
- Moss, M. L. (1997a). The functional matrix hypothesis revisited. 1. The role of mechanotransduction. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 112(1), 8-11.
- Moss, M. L. (1997b). The functional matrix hypothesis revisited. 2. The role of an osseous connected cellular network. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 112(2), 221-226.
- Moss, M. L. (1997c). The functional matrix hypothesis revisited. 3. The genomic thesis. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 112(3), 338-342.
- Moss, M. L. (1997d). The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial*

- Orthopedics*, 112(4), 410-417.
- Moss, M. L., y Salentijn, L. (1969). The capsular matrix. *American Journal of Orthodontics*, 56(5), 474-490.
- Moss, M. L., Skalak, R., Patel, H., Sen, K., Moss-Salentijn, L., Shinozuka, M., y Vilmann, H. (1985). Finite element method modeling of craniofacial growth. *American Journal of Orthodontics*, 87(6), 453-472.
- Moss, M. L., y Young, R. W. (1960). A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*, 18(4), 281-292.
- Mowbray, K. (2005). Surface bone histology of the occipital bone in humans and chimpanzees. *The Anatomical Record*, 283(B), 14-22.
- Moyà-Solà, S., y Köhler, M. (1997). Current events The Orce skull : anatomy of a mistake. *Journal of Human Evolution*, 33(1), 91-97.
- Mulhern, D. M., y Ubelaker, D. H. (2012). Differentiating Human from Nonhuman Bone Microstructure. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 109-134). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Nacarino Meneses, C. (2018). *Life history inferences in extant and extinct Equus from the histological analysis of bone and enamel tissues* (Tesis Doctoral). Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.
- Nacarino-Meneses, C., Cambra-Moo, O., Rodríguez Barbero, M. A., y González Martín, A. (2012). Aportaciones de la paleohistología humana al estudio de biomateriales. *Boletín de la Sociedad Española de Cerámica y Vidrio*, 51(6), 313-320.
- Nacarino-Meneses, C., Jordana, X., y Köhler, M. (2016a). First approach to bone histology and skeletochronology of *Equus hemionus*. *Comptes Rendus Palevol*, 15(1-2), 267-277.
- Nacarino-Meneses, C., Jordana, X., y Köhler, M. (2016b). Histological variability in the limb bones of the Asiatic wild ass and its significance for life history inferences. *PeerJ*, 4, e2580.
- Nacarino-Meneses, C., y Köhler, M. (2018). Limb bone histology records birth in mammals. *PLoS ONE*, 13(6), e0198511.

- Navarro Palazón, J. (1986). El cementerio Islámico de San Nicolás de Murcia. Memoria Preliminar. En Diputación General de Aragón (Ed.), *Actas del I congreso de Arqueología Medieval Española* (pp. 7-37). Huesca, España: Diputación General de Aragón.
- Navarro Palazón, J., y García Avilés, A. (1989). Aproximación a la cultura material de Madīnat Mursiya. En F. J. Flores Arroyuelo (Ed.), *Murcia Musulmana* (pp. 253-356). Murcia, España: Ayuntamiento de Murcia.
- Navarro Palazón, J., y Robles Fernández, A. (1993). El baño árabe de San Nicolás de Murcia. Memoria preliminar. En Consejería de Educación y Cultura de la Región de Murcia (Ed.), *Memorias de Arqueología de la Región de Murcia* 4 (pp. 329-339).
- Neumann, A. C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona Lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11(1), 92-108.
- Nielsen-Marsh, C. M., Smith, C. I., Jans, M. M. E., Nord, A., Kars, H., y Collins, M. J. (2007). Bone diagenesis in the European Holocene II: taphonomic and environmental considerations. *Journal of Archaeological Science*, 34(9), 1523-1531.
- Nikolova, S., Toneva, D., Georgiev, I., y Lazarov, N. (2018). Digital radiomorphometric analysis of the frontal sinus and assessment of the relation between persistent metopic suture and frontal sinus development. *American Journal of Physical Anthropology*, 165(3), 492-506.
- Noden, D. M., y Trainor, P. A. (2005). Relations and interactions between cranial mesoderm and neural crest populations. *Journal of Anatomy*, 207(5), 575-601.
- Ohtsuki, F. (1977). Developmental changes of the cranial bone thickness in the human fetal period. *American Journal of Physical Anthropology*, 46(1), 141-153.
- Oliver, M. A., y Webster, R. (1990). Kriging: a method of interpolation for geographical information systems. *International Journal of Geographical Information Systems*, 4(3), 313-332.
- Opperman, L. A. (2000). Cranial sutures as intramembranous bone growth sites. *Developmental Dynamics*, 219 (4), 472-485.
- Ortner, D. J. (2003). *Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains*.

- Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Osuna Ruiz, M. (1975). El dolmen del Portillo de las Cortes (Aguilar de Anguita. Guadalajara). *Noticiario Arqueológico Hispánico. Prehistoria* 3, 237-309.
- Paine, R. R. (2007). How to equip a basic histological lab for the anthropological assessment of human bone and teeth. *Journal of Anthropological Sciences*, 85, 213-219.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., Toro, I., Espigares, M. P., Ros-Montoya, S., Torregrosa, V., y Pérez-Claros, J. A. (2005). Réévaluation de la présence humaine au Pléistocène inférieur dans le Sud de l'Espagne. *L'Anthropologie*, 109(3), 411-450.
- Papageorgopoulou, C., Suter, S.K., Rühli, F.J., y Siegmund, F., (2011). Harris lines revisited: prevalence, comorbidities, and possible etiologies. *American Journal of Human Biology*, 23(3), 381-391.
- Parfitt, A. M., Drezner, M. K., Glorieux, F. H., Kanis, J. A., Malluche, H., Meunier, P. J., Ott, S. M., Recker, R. R. (1987). Bone histomorphometry: Standardization of nomenclature, symbols, and units: Report of the asbmr histomorphometry nomenclature committee. *Journal of Bone and Mineral Research*, 2(6), 595-610.
- Paulsen, F., Böckers, T. M., y Waschke, J. (2018). *Sobotta Anatomy Textbook. English Edition with Latin Nomenclature* (1.^a edición) . Munich, Alemania: Urban & Fischer.
- Pawlina, W., y Ross, M. H. (2019). *Histology: a text and atlas with correlated cell and molecular biology* (8.^a edición). Filadelfia (Pensilvania): Wolters Kluwer Health.
- Percival, C. J., Kawasaki, K., Huang, Y., Weiss, K., Jabs, E. W., Li, R., y Richtsmeier, J. T. (2017). The contribution of angiogenesis to variation in bone development and evolution. En C. J. Percival y J. T. Richtsmeier (Eds.), *Building Bones: Bone Formation and Development in Anthropology* (pp. 26-51). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Percival, C. J., y Richtsmeier, J. T. (2013). Angiogenesis and intramembranous osteogenesis. *Developmental Dynamics*, 242(8), 909-922.
- Perry, M. A. (2008). Redefining childhood through bioarchaeology: Toward an archaeological and biological understanding of children in antiquity. *Archeological Papers of the American Anthropological Association*, 15(1), 89-111.

- Pesquero, M. D., Ascaso, C., Alcalá, L., y Fernández-Jalvo, Y. (2010). A new taphonomic bioerosion in a Miocene lakeshore environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295(1-2), 192-198.
- Peterson, J., y Dechow, P. C. (2003). Material properties of the human cranial vault and zygoma. *The Anatomical Record*, 274(A), 785-797.
- Peterson, Jill, y Dechow, P. C. (2002). Material properties of the inner and outer cortical tables of the human parietal bone. *The Anatomical record*, 268(1), 7-15.
- Pfeiffer, S., Crowder, C., Harrington, L., y Brown, M. (2006). Secondary osteon and Haversian canal dimensions as behavioral indicators. *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 460-468.
- Pfeiffer, S., y Pinto, D. (2012). Histological analyses of human bone from archaeological contexts. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 297-312). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Pfretzschner, H. U., y Tütken, T. (2011). Rolling bones - Taphonomy of Jurassic dinosaur bones inferred from diagenetic microcracks and mineral infillings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(1-2), 117-123.
- Piekarski, N., Gross, J. B., y Hanken, J. (2014). Evolutionary innovation and conservation in the embryonic derivation of the vertebrate skull. *Nature Communications*, 5(1), 5661.
- Piepenbrink, H. (1986). Two examples of biogenous dead bone decomposition and their consequences for taphonomic interpretation. *Journal of Archaeological Science*, 13(5), 417-430.
- Piepenbrink, H. (1989). Examples of chemical changes during fossilisation. *Applied Geochemistry*, 4(3), 273-280.
- Pinhasi, R., y Mays, S. (2008). *Advances in Human Palaeopathology*. Chichester, Reino Unido: John Wiley & Sons Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470724187>
- Píšová, H., Rangel-de Lázaro, G., Velemínský, P., y Bruner, E. (2017). Craniovascular traits in anthropology and evolution: From bones to vessels. *Journal of Anthropological Sciences*, 95, 35-65.
- Premkumar, S. (2015). *Textbook of Orthodontics* (1.^a edición). Nueva Delhi, India: Elsevier

India.

Prondvai, E., Stein, K. H. W., de Ricqlès, A., y Cubo, J. (2014). Development-based revision of bone tissue classification: the importance of semantics for science. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112(4), 799-816.

Queckett, J. (1855). *Descriptive and illustrated catalogue of the histological series contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*. Londres, Reino Unido: R. and J. E. Taylor.

Rangel-de Lázaro, G., Neubauer, S., Gunz, P., y Bruner, E. (2020). Ontogenetic changes of diploic channels in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 173(1), 96-111.

Rascón Pérez, J. (2003). *Estudio de los huesos coxales de los individuos adultos de la maqbara de San Nicolás (Murcia, s. XI-XIII)* (Diploma de Estudios Avanzados). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid. Recuperado en:

Rascón Pérez, J. (2017). *Análisis de las diferencias sexuales en la morfología del esqueleto y de la distribución de caracteres de interés relacionados con el sexo. Estudio de dos series medievales de la Península Ibérica* (Tesis Doctoral). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.

Rascón Pérez, J., Cambra-Moo, O., Pimentel de Francisco, G., González Martín, A., y Campo Martín, M. (2011). Influencia del estado de preservación de los restos óseos en el diagnóstico paleopatológico. En A. González Martín, O. Cambra-Moo, J. Rascón Pérez, M. Campo Martín, M. Robledo Acinas, E. Labajo González, y J. A. Sánchez (Eds.), *Paleopatología: ciencia multidisciplinar (X Congreso Nacional de Paleopatología)* (pp. 45-59). Madrid, España: Congreso Nacional Paleopatología.

Rho, J. Y., Kuhn-Spearing, L., y Zioupos, P. (1998). Mechanical properties and the hierarchical structure of bone. *Medical Engineering & Physics*, 20(2), 92-102.

Rice, D. P. C., Rice, R., y Thesleff, I. (2003). Molecular mechanisms in calvarial bone and suture development, and their relation to craniosynostosis. *European Journal of Orthodontics*, 25(2), 139-148.

Rinaldi, A., Pacciani, E., y Di Bacco, M. (2004). Age at death diagnosis by cranial suture obliteration: a bayesian approach. En M. Di Bacco, G. D'Amore, y F. Scalfari (Eds.),

- Applied Bayesian Statistical Studies in Biology and Medicine* (pp. 239-249). Boston (Massachusetts), Estados Unidos: Springer.
- Robles Rodríguez, F. J. (1997). *Características biológicas de la población hispanomusulmana de San Nicolás (Murcia. s. XI-XIII). Estudio de los huesos largos* (Tesis Doctoral). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Roche, A. F. (1953). Increase in cranial thickness during growth. *Human Biology*, 25(2), 81-92.
- Rogers, T. L. (1999). A visual method of determining the sex of skeletal remains using the distal humerus. *Journal of Forensic Sciences*, 44(1), 57-60.
- Rogers, T. L. (2009). Sex determination of adolescent skeletons using the distal humerus. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(1), 143-148.
- Rosas, A. (1992). *Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles humanas de Atapuerca* (Tesis Doctoral). Universidad complutense de Madrid, Madrid.
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., García-Tabernero, A., y Lalueza-Fox, C. (2006). Inquiries into Neanderthal craniofacial development and evolution: “accretion” versus “organismic” models. En J.-J. Hublin, K. Havarti, y T. Harrison (Eds.), *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives* (pp. 37-69). Dordrecht, Holanda: Springer. 4
- Rose, D. C., Agnew, A. M., Gocha, T. P., Stout, S. D., y Field, J. S. (2012). The use of geographical information systems software for the spatial analysis of bone microstructure. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(4), 648-654.
- Ross, A., Jantz, R., y McCormick, W. (1998). Cranial Thickness in American Females and Males. *Journal of Forensic Sciences*, 43(2), 267-272.
- Roux, W. (1887). Über eine Knochen lebende Gruppe von Faderpilzen (*Mycelites ossifragus*). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 45(2), 227-254.
- Ruff, C. B., y Jones, H. H. (1981). Bilateral asymmetry in cortical bone of the humerus and tibia — sex and age factors. *Human Biology*, 53(1), 69-86.
- Ruff, C. B., Walker, A., y Trinkaus, E. (1994). Postcranial robusticity in *Homo*. III: Ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(1), 35-54.

- Rühli, F. J., Kuhn, G., Evison, R., Müller, R., y Schultz, M. (2007). Diagnostic value of micro-CT in comparison with histology in the qualitative assessment of historical human skull bone pathologies. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(4), 1099-1111.
- Sabanciogullari, V., Salk, I., y Cimen, M. (2013). The relationship between total calvarial thickness and diploe in the elderly. *International Journal of Morphology*, 31(1), 38-44.
- Sadler, T. W. (2018). *Langman's Medical Embryology* (14.^a edición) . Filadelfia (Pensilvania): Wolters Kluwer Health.
- SAE. (2001). *Terminología Anatómica Internacional*. Madrid, España: Editorial Médica Panamericana.
- Sanchez, S., Ahlberg, P. E., Trinajstić, K. M., Mirone, A., y Tafforeau, P. (2012). Three-dimensional synchrotron virtual paleohistology: a new insight into the world of fossil bone microstructures. *Microscopy and Microanalysis*, 18(5), 1095-1105.
- Santagati, F., y Rijli, F. M. (2003). Cranial neural crest and the building of the vertebrate head. *Nature reviews Neuroscience*, 4, 806-818.
- Sappey, P.-C. (1874). *Tratado de anatomía descriptiva con figuras intercaladas en el texto. Tomo 1. Osteología – Artrología* (2.^a edición). Madrid, España: Carlos Bailly-Bailliere.
- Sawada, J., Nara, T., Fukui, J.-i., Dodo, Y., y Hirata, K. (2014). Histomorphological species identification of tiny bone fragments from a Paleolithic site in the Northern Japanese Archipelago. *Journal of Archaeological Science*, 46, 270-280.
- Schaefer, M., Black, S., y Scheuer, L. (2009). *Juvenile Osteology. A Laboratory and Field Manual*. Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Scheuer, L., y Black, S. (2000). *Developmental Juvenile Osteology*. Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Schoeninger, M. J., Moore, K. M., Murray, M. L., y Kingston, J. D. (1989). Detection of bone preservation in archaeological and fossil samples. *Applied Geochemistry*, 4(3), 281-292.

- Schug, G. R., y Goldman, H. M. (2014). Birth is but our death begun: A bioarchaeological assessment of skeletal emaciation in immature human skeletons in the context of environmental, social, and subsistence transition. *American Journal of Physical Anthropology*, 155(2), 243-259.
- Schug, G. R., y Gray, K. (2011). What remains. Species identification and Bone Histology. En K. J. Dixon, J. M. Schablistskey, y S. A. Novak (Eds.), *An Archaeology of Desperation: Exploring the Donner Party's Alder Creek Camp* (pp. 163-183). Norman (Oklahoma), Estados Unidos: University of Oklahoma Press.
- Schultz, M. (1993). Initial Stages of Systemic Bone Disease. En G. Grupe y A. N. Garland (Eds.), *Histology of Ancient Human Bone: Methods and Diagnosis* (pp. 185-203). Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin Heidelberg .
- Schultz, M. (1997). Microscopic investigation of excavated skeletal remains: a contribution to paleopathology and forensic medicine. En W. D. Haglund y M. H. Sorg (Eds.), *Forensic taphonomy. The postmortem fate of human remains* (pp. 201-222). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Schultz, M. (1999). Microscopic investigation in fossil hominoidea: a clue to taxonomy, functional anatomy, and the history of diseases. *The Anatomical Record*, 257(6), 225-232.
- Schultz, M. (2001). Paleohistopathology of Bone : A New Approach to the Study of Ancient Diseases. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(S33), 106-147.
- Schultz, M. (2003). Light microscopic analysis in skeletal paleopathology. En D. J. Ortner, *Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains* (2.^a edición) (pp. 73-107). Londres, Reino Unido: Elsevier Academic Press.
- Schultz, M. (2012). Light microscopic analysis of macerated pathologically changed bones. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 253-297). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Schultz, M., y Schmidt-Schultz, T. H. (2015a). Is it possible to diagnose TB in ancient bone using microscopy? *Tuberculosis*, 95(S1), S80-S86.
- Schultz, M., y Schmidt-Schultz, T. H. (2015b). Microscopic research on fossil human bone. En W. Henke y I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 983-998).

- Berlin, Heidelberg, Alemania: Springer Berlin Heidelberg.
- Schutkowski, H. (1993). Sex determination of infant and juvenile skeletons: I. Morphognostic features. *American Journal of Physical Anthropology*, 90(2), 199-205.
- Simmons, T., Goodburn, B., y Singhrao, S. K. (2016). Decision tree analysis as a supplementary tool to enhance histomorphological differentiation when distinguishing human from non-human cranial bone in both burnt and unburnt states: a feasibility study. *Medicine, Science and the Law*, 56(1), 36-45.
- Skrzat, J. (2006). Modelling the calvarium diploe. *Folia morphologica*, 65(2), 132-135.
- Skrzat, J., Brzegowy, P., Walocha, J., y Wojciechowski, W. (2004). Age dependent changes of the diploe in the human skull. *Folia morphologica*, 63(1), 67-70.
- Slater, B. J., Kwan, M. D., Gupta, D. M., Amasha, R. R., Wan, D. C., y Longaker, M. T. (2008). Dissecting the Influence of Regional Dura Mater on Cranial Suture Biology. *Plastic and Reconstructive Surgery*, 122(1), 77-84.
- Smith, C. L., Nielsen-Marsh, C. M., Jans, M. M. E., Arthur, P., Nord, A. G., y Collins, M. J. (2002). The strange case of Apigliano: early «fossilization» of medieval bone in southern Italy. *Archaeometry*, 44(3), 405-415.
- Spatola, B. F., Damann, F. E., y Ragsdale, B. D. (2012). Bone histology collections of the National Museum of Health and Medicine. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 313-326). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Spekker, O. (2018). *Evaluation Of Endocranial Bony Changes In Relation To Tuberculosis In The Robert J. Terry Anatomical Skeletal Collection (Washington, DC, USA)* (Tesis Doctoral). University of Szeged, Szeged, Hungría.
- Spekker, O., Schultz, M., Paja, L., Váradi, O. A., Molnár, E., Pálfi, G., y Hunt, D. R. (2020). Tracking down the White Plague. The role of endocranial abnormal blood vessel impressions and periosteal appositions in the paleopathological diagnosis of tuberculous meningitis. *PLoS ONE*, 15(9), e0238444.
- Stojanowski, C. M., Seidemann, R. M., y Doran, G. H. (2002). Differential skeletal preservation at Windover Pond: causes and consequences. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(1), 15-26.

- Stout, S. D. (1978). Histological structure and its preservation in ancient bone. *Current Anthropology*, 19(3), 601-604.
- Stout, Sam D., y Crowder, C. (2012). Bone remodeling, histomorphology, and histomorphometry. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 1-22). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Streeter, M. (2012). Histological age-at-death estimation. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 135-152). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Susanne, C., Rebato, E., y Deligne, J. (2005). Razas y racismo. En E. Rebato, C. Susanne, y B. Chiarelli (Eds.), *Para comprender la Antropología Biológica Evolución y Biología Humana* (pp. 665-664). Estella, España: Verbo Divino.
- Testut, L., y Latarjet, A. (1978). *Tratado de Anatomía Humana, Tomo I*. Barcelona, España: Salvat Editores.
- Thomas, C. D. L., y Clement, J. G. (2012). The Melbourne Femur Collection: How a forensic and anthropological collection came to have broader applications. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: an anthropological perspective* (pp. 327-340). Boca Raton (Florida), Estados Unidos: CRC Press.
- Tiesler, V. (2014). *The Bioarchaeology of Artificial Cranial Modifications*. Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Springer.
- Tiesler, V., Cucina, A., y Streeter, M. (2006). *Manual de histomorfología en hueso no descalcificado*. Mérida, México: Ediciones de la Universidad Autónoma de Yucatán.
- Tjelldén, A. K. E., Kristiansen, S. M., Birkedal, H., y Jans, M. M. E. (2018). The pattern of human bone dissolution: a histological study of Iron Age warriors from a Danish wetland site. *International Journal of Osteoarchaeology*, 28(4), 407-418.
- Toro-Moyano, I., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Souday, C., Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Fajardo, B., Duval, M., Falguères, C., Oms, O., Parés, J. M., Anadón, P., Julià, R., García-Aguilar, J. M., Moigne, A.-M., Espigares, M. P., Ros-Montoya, S., y Palmqvist, P. (2013). The oldest human fossil in Europe, from Orce (Spain). *Journal of Human Evolution*, 65(1), 1-9.

- Torres-Lagares, D., Tulasne, J.-F., Pouget, C., Llorens, A., Saffar, J.-L., y Lesclois, P. (2010). Structure and remodelling of the human parietal bone: An age and gender histomorphometric study. *Journal of Cranio-Maxillofacial Surgery*, 38(5), 325-330.
- Trammell, L. H. (2012). *Neurocranial histomorphometrics* (Tesis Doctoral). University of Tennessee, Knoxville, Estados Unidos.
- Trevathan, W. (2018). Life history (human). *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-5.
- Trueman, C. N., y Martill, D. M. (2002). The long-term survival of bone: the role of bioerosion. *Archaeometry*, 44(3), 371-382.
- Turner-Walker, G. (2012). Early bioerosion in skeletal tissues: persistence through deep time. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie*, 265(2), 165-183.
- Turner-Walker, G. (2019). Light at the end of the tunnels? The origins of microbial bioerosion in mineralised collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 529, 24-38.
- Turner-Walker, G., y Mays, S. (2007). Histological studies on ancient bone. En R. Pinhasi, y S. Mays, *Advances in Human Palaeopathology* (pp. 121-146). Chichester, Reino Unido: John Wiley & Sons Ltd.
- Ubelaker, D. H. (1974). Reconstruction of demographic profiles from ossuary skeletal samples: a case study from the Tidewater Potomac. *Smithsonian Contributions to Anthropology*, 18, 1-79.
- Ubelaker, D. H. (1978). *Human skeletal remains: excavation, analysis, interpretation* (2.^a edición). Washington D.C., Estados Unidos: Taraxacum.
- Ubelaker, D. H. (2014). Bioarchaeology, Human Osteology, and Forensic Anthropology: definitions and developments. En C. Smith (Ed.), *Encyclopedia of Global Archaeology* (pp. 883-888). Nueva York (Nueva York), Estados Unidos: Springer.
- van der Klaauw, C. J. (1946). Cerebral skull and facial skull. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 7(1), 16-37.
- van der Klaauw, C. J. (1952). Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the

- literature. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 9(1), 1-556.
- Waldron, T. (2008). *Palaeopathology*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Wang, X.-Y., Zuo, Y., Huang, D., Hou, X.-D., y Li, Y.-B. (2010). Comparative study on inorganic composition and crystallographic properties of cortical and cancellous bone. *Biomedical and Environmental Sciences*, 23(6), 473-480.
- Washburn, S. L. (1960). Tools and human evolution. *Scientific American*, 203(3), 62-75.
- Watson, J. P. N. (1975). Domestication and bone structure in sheep and goats. *Journal of Archaeological Science*, 2(4), 375-383.
- Weaver, D. S. (1980). Sex differences in the ilia of a known sex and age sample of fetal and infant skeletons. *American Journal of Physical Anthropology*, 52(2), 191-195.
- Weiner, S., y Wagner, H. D. (1998). The material bone: structure-mechanical function relations. *Annual Review of Materials Science*, 28(1), 271-298.
- White, L. (2009). *The microbiology of death* (Tesis Doctoral). University of Sheffield, Sheffield, Reino Unido.
- White, L., y Booth, T. J. (2014). The origin of bacteria responsible for bioerosion to the internal bone microstructure: Results from experimentally-deposited pig carcasses. *Forensic Science International*, 239, 92-102.
- White, T. D., Black, M. T., y Folkens, P. A. (2011). *Human osteology* (3.^a edición). San Diego (California), Estados Unidos: Elsevier Academic Press.
- Williams, A. O., Lagundoye, S. B., Johnson, C. L. (1975). Lamellation of the diploe in the skulls of patients with sickle cell anaemia. *Archives of Disease in Childhood*, 50, 948-952.
- Woodward, H. N., Padian, K., y Lee, A. H. (2013). Skeletochronology. En K. Padian, y E.-T. Lamm (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods Book: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation* (pp. 195-216). Berkeley, Los Ángeles (California), Estados Unidos: University of California Press.
- Yoshino, M., Kimijima, T., Miyasaka, S., Sato, H., y Seta, S. (1991). Microscopical study on estimation of time since death in skeletal remains. *Forensic Science International*, 49(2), 143-158.

- Young, R. W. (1957). Postnatal growth of the frontal and parietal bones in white males. *American Journal of Physical Anthropology*, 15(3), 367-386.
- Zapata Osorio, S. (2012). *El conocimiento de las poblaciones del pasado a través de los restos óseos: Presencia de manchas de óxido de cobre y su posible relación con el sexo del individuo en poblaciones hispanomusulmanas* (Proyecto Fin de Carrera). Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Zhu, M., Ackerman, J. J. H., Sukstanskii, A. L., y Yablonskiy, D. A. (2006). How the body controls brain temperature: the temperature shielding effect of cerebral blood flow. *Journal of Applied Physiology*, 101, 1481-1488.
- Zuckerman, M. K., y Armelagos, G. J. (2011). The origins of biocultural dimensions in bioarchaeology. En S. C. Agarwal, y B. A. Glencross (Eds.), *Social Bioarchaeology* (pp. 13-43). Oxford, Reino Unido: Wiley-Blackwell.



Capítulo 10

ANEXOS

Anexo 1 – Fichas de tomas de datos: 1A. Infantil

Cráneo		HL		Fecha de medidas	
				<div>Edad</div> <div>Fecha</div>	
<div>Orbita I</div> <div>CO</div> <div>Orbita</div> <div>CO</div>		<div>Derecha</div> <div>Izquierda</div> <div>Costillas</div> <div>1a</div>		<div>Observaciones</div> <div>Caracteres de interés</div> <div>Patológicas</div> <div>Preservación</div> <div>Conservación</div> <ul style="list-style-type: none"> • Previa • Actual 	

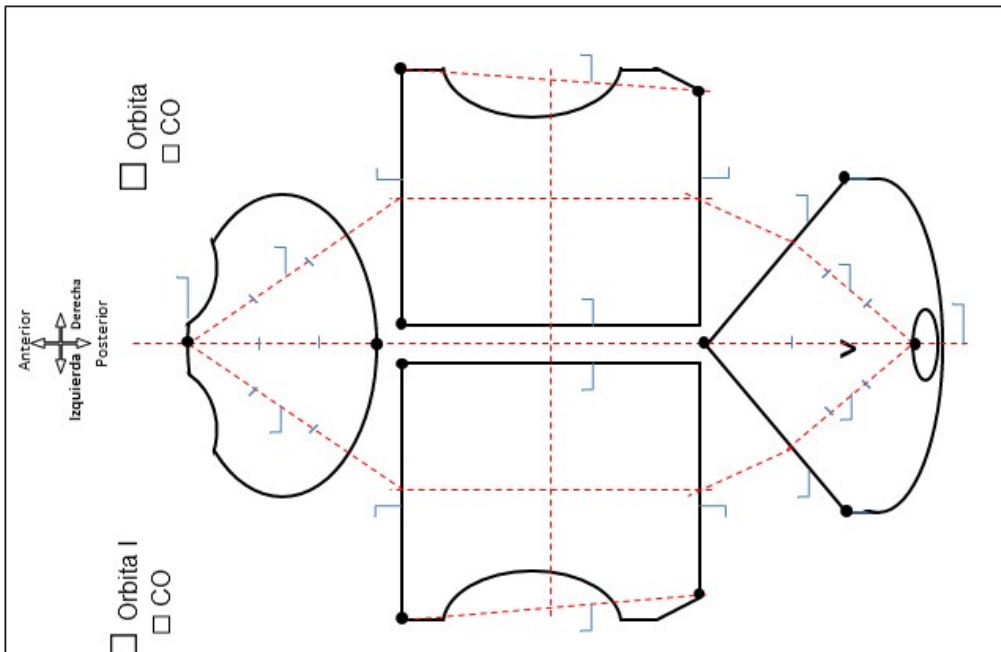
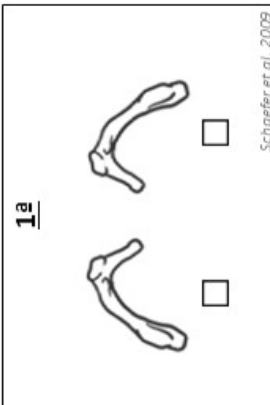
1B. Niñez

<div style="display: inline-block; width: 45%; text-align: left;"> Cráneo </div> <div style="display: inline-block; width: 45%; text-align: right;"> HL </div>	
<div style="text-align: center; margin-bottom: 10px;"> </div>	<div style="text-align: center; margin-bottom: 10px;"> </div>
<div style="text-align: center;"> Costillas </div> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> </div> <div style="text-align: center;"> 1ª </div> </div>	

Ficha de medidas	<div style="border-bottom: 1px solid black; height: 20px; margin-bottom: 5px;"></div> <div style="border-bottom: 1px solid black; height: 20px; margin-bottom: 5px;"></div>	Edad	Fecha
Observaciones			
Caracteres de interés			
Patológicas			
Preservación			
Conservación			

- Previa
- Actual

1C. Adolescente

Cráneo		HL		Ficha de medidas	
		<div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;"> <input type="checkbox"/> Derecha Húmero <input type="checkbox"/> CH <input type="checkbox"/> CH </div> <div style="text-align: center;"> <input type="checkbox"/> Izquierda Húmero <input type="checkbox"/> CH <input type="checkbox"/> CH </div> </div> <div style="display: flex; justify-content: space-around; margin-top: 10px;"> <div style="text-align: center;"> <input type="checkbox"/> Derecha Fémur <input type="checkbox"/> CF <input type="checkbox"/> CF </div> <div style="text-align: center;"> <input type="checkbox"/> Izquierda Fémur <input type="checkbox"/> CF <input type="checkbox"/> CF </div> </div>		<div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;"> <input type="checkbox"/> Derecha Costillas <input type="checkbox"/> Costillas </div> <div style="text-align: center;"> <input type="checkbox"/> Izquierda Costillas <input type="checkbox"/> Costillas </div> </div> <div style="text-align: center; margin-top: 10px;"> 1ª  </div>	<div style="display: flex; justify-content: space-between;"> <div style="width: 45%;"> <p>Edad</p> <hr/> </div> <div style="width: 45%;"> <p>Fecha</p> <hr/> </div> </div>
Observaciones					
Caracteres de interés					
Patológicas					
Preservación					
Conservación					
<ul style="list-style-type: none"> • Previa • Actual 					

1D. Adulto joven

Cráneo

Orbita I

☐ CO

Orbita

☐ CO

Anterior

Izquierda

Derecha

Posterior

HL

Derecha

Izquierda

Húmero

☐ CH

☐ CF

Fémur

☐ CH

☐ CF

Costillas

Derecha

Izquierda

1ª

Ficha de medidas

Edad

Fecha

Observaciones

Caracteres de interés

Patológicas

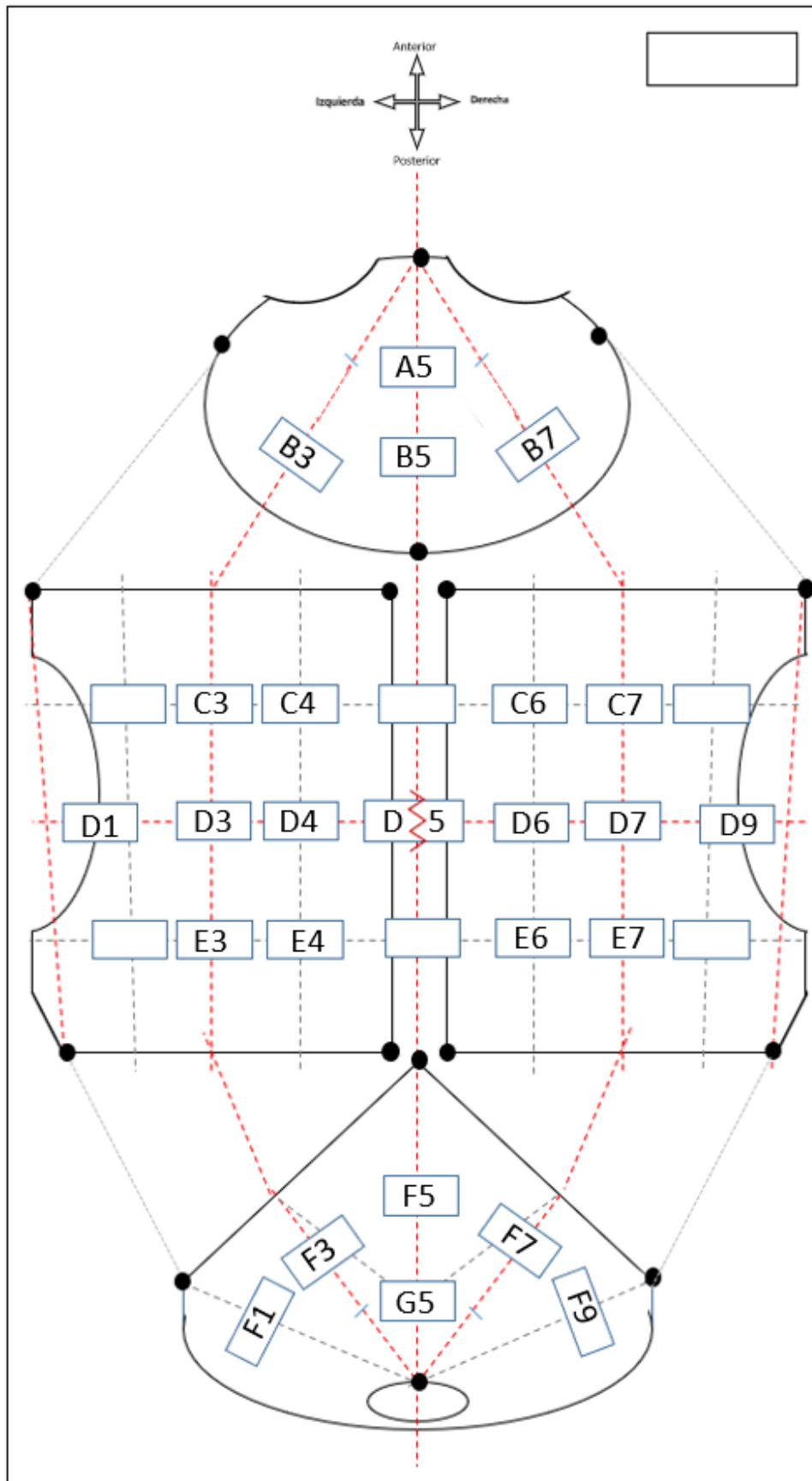
Preservación

Conservación

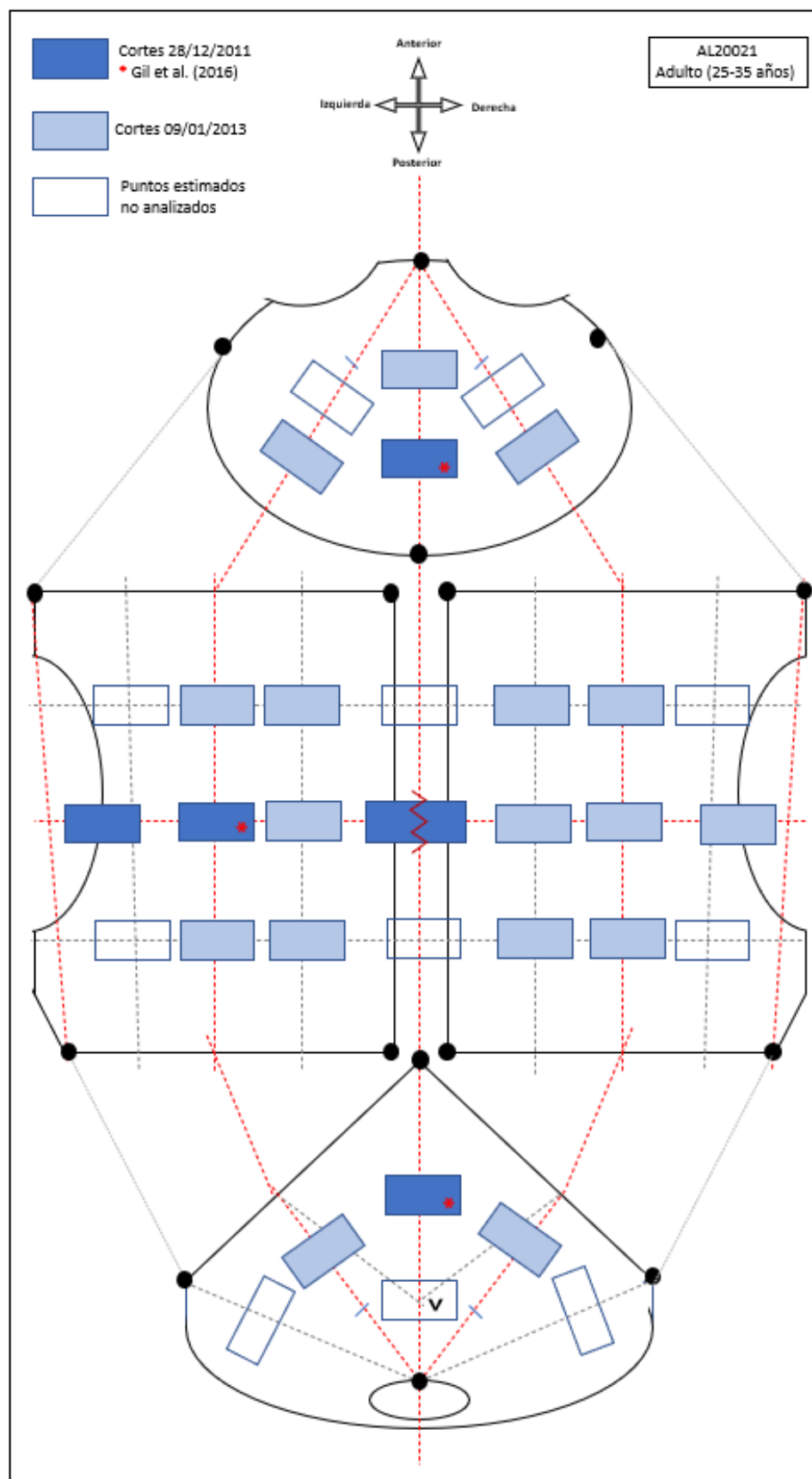
- Previa
- Actual

310

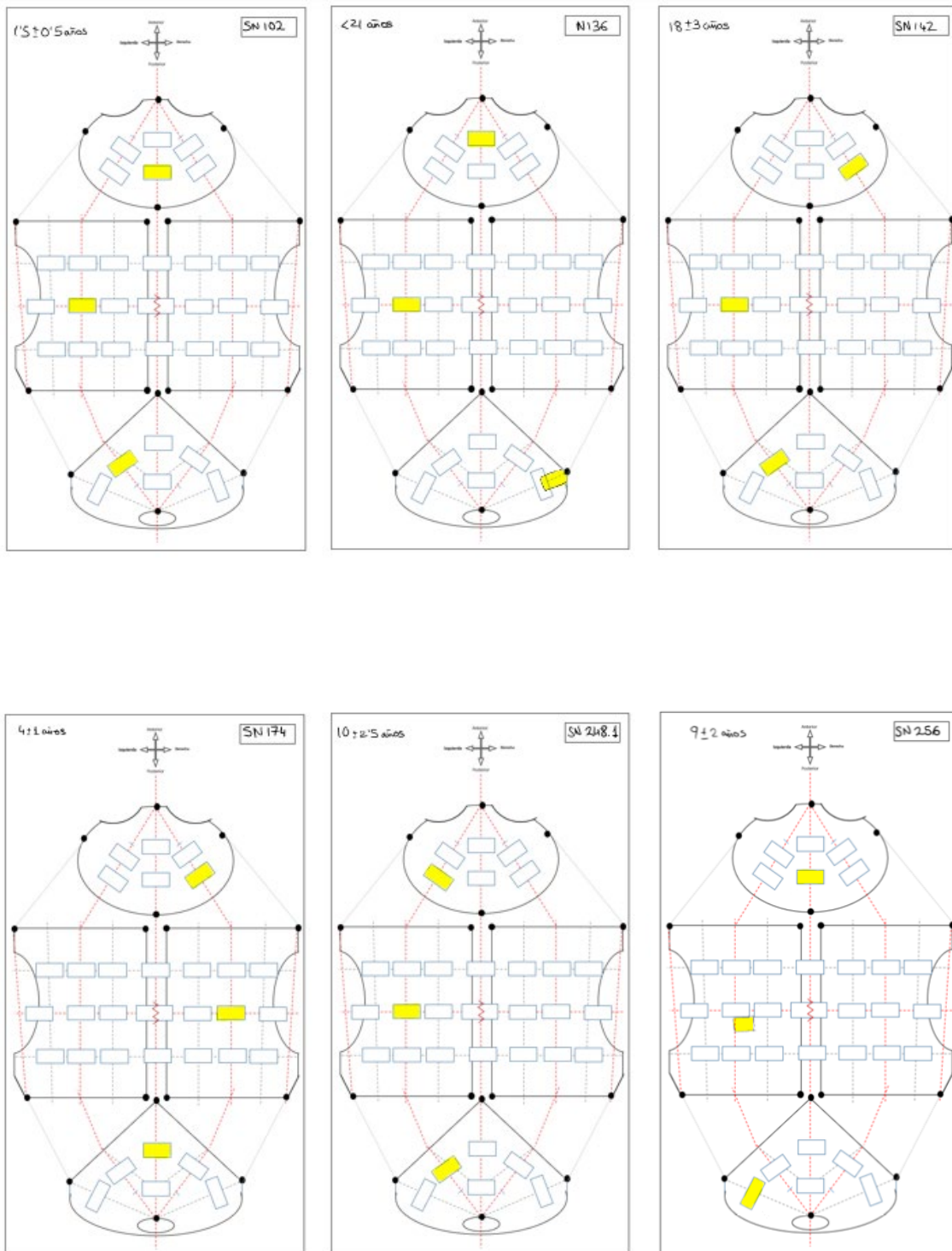
Anexo 2 – Esquema y puntos de corte



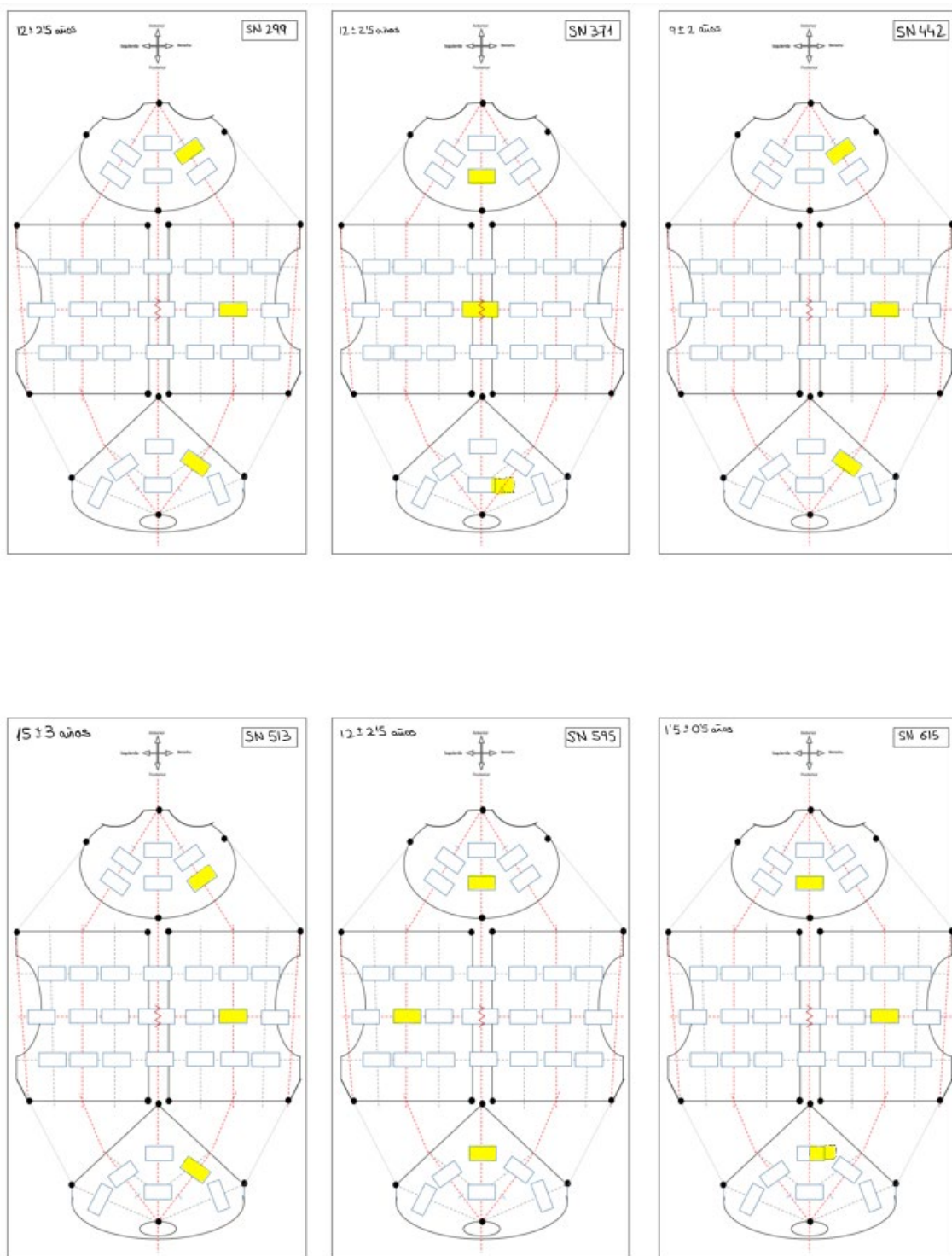
Anexo 3 – Cortes del cráneo AL20021



Anexo 4 – Cortes de los huesos del cráneo de SN



Anexo 4 (continuación)



Anexo 5 – Error interobservador

Individuo y lámina delgada	Area Sección (mm ²)	Área Mineralizada (MA) (mm ²)	Vascularización (VASC) (mm ²)	% MA	% VASC
AL20022_D7_rep1	58,23	41,20	17,03	70,75	29,25
AL20022_D7_rep2	59,08	42,13	16,95	71,32	28,68
AL20022_D7_rep3	59,13	41,85	17,28	70,78	29,22
SE	0,50	0,48	0,17	0,32	0,32
SN513_F7_rep1	65,56	54,61	10,95	83,29	16,71
SN513_F7_rep2	65,66	55,25	10,42	84,14	15,86
SN513_F7_rep3	65,63	54,75	10,89	83,41	16,59
SE	0,05	0,34	0,29	0,46	0,46
SN615_H_rep1	59,63	57,80	1,83	96,94	3,06
SN615_H_rep2	60,14	58,21	1,93	96,80	3,20
SN615_H_rep3	60,12	58,39	1,73	97,13	2,87
SE	0,29	0,30	0,10	0,17	0,17

Anexo 6A

Datos histomorfológicos de la compartimentalización de las 31 muestras del osario de Santa María de la Soledad de Almansa (AL). Sección media externa SME; sección media interna SMI; área mineralizada MA (%); vascularización VASC (%).

	Individuo	Hueso (lado)	Muestra	Espesor medio (mm)	DE	Area total (mm ²)	SME (mm ²)	SME (%)	MA (%)	SME (%)	VASC (%)	SME (%)
							SMI (mm ²)	SMI (%)		SMI (%)		SMI (%)
Perinatal	AL20024	Frontal (i)	B5-7	1,15	0,22	55,59	28,35	51,01	72,22	38,62	25,78	12,39
							27,23	48,99		35,60		13,39
	AL20025	Parietal (d)	D1-3-5	0,87	0,14	58,37	29,72	50,91	65,77	34,77	34,23	16,14
							28,66	49,09		31,00		18,09
	AL20026	Occipital	F1-5-7	0,63	0,38	26,18	13,12	50,12	80,37	39,15	19,63	10,97
							13,06	49,88		41,22		8,66
Niñez	AL20022	Frontal	B5	3,22	0,18	35,99	18,31	50,89	74,07	40,72	25,93	10,17
							17,68	49,11		33,35		15,76
		Parietal (d)	D7	2,91	0,32	58,23	29,43	50,54	70,75	35,58	29,25	14,96
							28,80	49,46		35,17		14,29
		Occipital	F5	5,79	0,47	114,33	57,79	50,43	56,10	28,50	43,90	22,04
							56,54	49,34		27,60		21,86
Adolescente	AL20023	Frontal	B5	5,91	0,21	102,92	52,43	50,94	88,49	43,81	11,51	7,13
							50,49	49,06		44,68		4,38
		Parietal (i)	D3	4,58	0,32	85,27	43,36	50,85	83,04	40,82	16,96	10,03
							41,91	49,15		42,22		6,93
		Occipital	F5	5,09	1,04	93,12	47,44	50,95	84,74	42,44	15,26	8,51
							45,68	49,05		42,30		6,75
Adulto-Joven	AL20021	Frontal	A5	6,81	2,84	123,76	66,00	53,33	75,00	35,05	25,00	18,28
							57,76	46,67		39,95		6,72
			B3	5,13	0,41	87,71	44,56	50,81	69,66	38,54	30,34	12,27
							43,15	49,19		31,12		18,07
			B5	6,87	0,45	122,06	63,32	51,88	62,81	35,05	37,19	16,82
							58,74	48,12		27,76		20,37
		Parietal (i)	B7	5,32	0,09	92,57	47,54	51,35	70,35	36,73	29,65	14,63
							45,03	48,65		33,63		15,02
			C3	6,54	0,25	116,54	60,44	51,86	60,82	31,18	39,18	20,68
							56,10	48,14		29,64		18,50
			C4	6,19	0,18	98,79	51,03	51,65	68,72	36,21	31,28	15,45
							47,76	48,35		32,51		15,84
			D3	6,21	0,08	113,07	58,53	51,76	61,09	31,70	38,91	20,06
							54,54	48,24		29,39		18,85
			D4	7,40	0,20	141,03	72,01	51,06	59,64	30,00	40,36	21,06
							69,02	48,94		29,64		19,30
			E3	7,62	0,28	133,24	70,21	52,70	62,16	35,41	37,84	17,29
							63,03	47,30		26,75		20,55
			E4	7,22	0,26	112,13	57,77	51,52	66,05	33,62	33,95	17,90
							54,36	48,48		32,43		16,05
		Parietal (d)	C6	5,79	0,26	111,14	56,52	50,86	71,12	37,00	28,88	13,85
							54,62	49,14		34,12		15,03
			C7	6,70	0,21	122,83	63,18	51,44	61,28	31,92	38,72	19,51
							59,65	48,56		29,36		19,21
			D6	6,41	0,28	110,00	55,06	50,05	69,54	34,42	30,46	15,63
							54,94	49,95		35,12		14,83
			D7	5,43	0,07	104,51	53,72	51,40	71,53	38,60	28,47	12,80
							50,79	48,60		32,93		15,67
			E6	7,04	0,20	130,75	68,07	52,06	70,05	35,35	29,95	16,71
							62,68	47,94		34,70		13,24
			E7	6,76	0,18	122,35	61,64	50,38	70,16	38,48	29,84	11,98
							60,71	49,62		31,68		17,86
		Occipital	F3	6,25	0,36	117,52	61,05	51,95	74,89	44,41	25,11	7,54
							56,47	48,05		30,48		17,57
			F5	10,42	1,26	199,41	100,29	50,30	58,29	30,94	41,71	19,31
							99,12	49,70		27,30		22,40
			F7	6,79	0,75	128,28	67,09	52,30	76,06	43,73	23,94	8,57
							61,19	47,70		32,33		15,37
		Sutura Temporo-parietal (i)	D1 Temporal			10,44	5,29	50,67	96,69	49,61	3,31	1,06
							5,15	49,33		47,08		2,25
			D1 Parietal			54,80	27,25	49,73	93,97	45,67	6,03	4,06
							27,55	50,27		48,30		1,97
			D1 total	3,40	0,55	65,24			94,77		5,23	
		Sutura sagital (parietal)	D5 (i)	9,18	0,34	86,14	49,34	57,28	63,29	37,52	36,71	19,76
							36,80	42,72		25,77		16,95
			D5 (d)	9,16	0,18	53,92	27,84	51,64	69,66	34,66	30,34	16,97
							26,08	48,36		35,00		13,37
			D5 total	9,19	0,29	140,06			65,74		34,26	
		Sutura temporo-parietal (d)	D9 Temporal			10,41	5,19	49,81	97,28	48,17	2,72	1,64
							5,22	50,19		49,11		1,08
			D9 Parietal			59,28	29,80	50,27	94,17	46,11	5,83	4,16
							29,48	49,73		48,06		1,67
			D9 (total)	3,61	0,22	69,69			94,64		5,36	

Anexo 6B

Datos histomorfológicos de la compartimentalización de las 36 muestras cráneo de San Nicolás (SN) y del Portillo de las Cortes. Sección media externa SME; sección media interna SMI; área mineralizada MA (%); vascularización VASC (%).

	Individuo	Hueso (lado)	Muestra	Espesor medio (mm)	DE	Area total (mm ²)	SME (mm ²)	SME (%)	MA (%)	SME (%)	VASC (%)	SME (%)
							SMI (mm ²)	SMI (%)		SMI (%)		SMI (%)
Infantil	SN102	Frontal	B5	2,34	0,15	45,60	22,86	50,14	74,23	38,42	25,77	11,72
		Parietal (i)	D3	1,67	0,15	32,55	16,58	50,94	91,63	47,07	8,37	3,87
							15,97	49,06				44,55
		Occipital (i)	F3	1,59	0,18	30,26	15,44	51,02	91,29	45,11	8,71	5,91
							14,82	48,98				46,18
	SN615	Frontal	B5	3,53	0,40	66,31	33,16	50,01	47,13	22,89	52,87	27,13
							33,15	49,99				24,24
		Parietal (d)	D7	1,68	0,06	31,08	15,83	50,94	68,84	38,60	31,16	12,34
						15,25	49,06			30,24		18,82
Occipital		F5	3,14	1,19	63,46	32,13	50,63	45,56	21,81	54,44	28,82	
						31,33	49,37				23,75	25,62
Ninez	SN174	Frontal	B5	2,39	0,22	48,42	24,49	50,58	75,73	39,54	24,27	11,04
							23,93	49,42				36,19
		Parietal (d)	D7	2,07	0,06	29,46	14,51	49,27	87,32	46,11	12,68	3,16
						14,95	50,73			41,21		9,52
Occipital		F5	3,76	0,77	45,75	23,03	50,35	76,90	42,52	23,10	7,82	
						22,72	49,65				34,38	15,28
Juvenil	SN256	Frontal	B5	4,28	0,39	79,24	40,65	51,31	70,67	40,40	29,33	10,91
							38,58	48,69				30,27
		Parietal (i)	D3	3,64	0,41	64,03	32,82	51,26	85,22	46,68	14,78	6,53
							31,21	48,74				37,59
		Occipital (i)	G1	2,68	0,65	50,07	24,59	49,11	96,67	48,73	3,33	0,38
							25,48	50,89				47,94
	SN442	Frontal (d)	B7	3,71	0,12	60,91	31,29	51,36	73,16	39,00	26,84	12,36
							29,62	48,64				34,16
		Parietal (d)	D7	3,20	0,40	41,74	21,36	51,18	88,44	47,12	11,56	4,06
							20,38	48,82				41,32
		Occipital (d)	F7	2,87	0,63	47,99	24,64	51,35	91,28	47,82	8,72	3,53
							23,35	48,65				42,13
	SN248.1	Frontal (i)	B3	2,84	0,33	47,31	24,10	50,93	81,65	42,92	18,35	8,01
							23,21	49,07				38,73
		Parietal (i)	D3	1,82	0,11	30,84	15,55	50,43	94,37	47,61	5,63	2,81
							15,29	49,57				46,76
		Occipital (i)	F3	4,00	0,34	75,60	38,57	51,02	86,67	45,80	13,33	5,22
							37,03	48,98				40,87
Adolescente	SN299	Frontal (d)	B7	4,93	0,18	89,37	45,90	51,36	70,98	36,39	29,02	14,97
							43,47	48,64				34,59
		Parietal (d)	D7	3,86	0,34	75,19	37,80	50,27	74,02	32,46	25,98	17,81
							37,39	49,73				41,56
		Occipital (d)	F7	3,66	0,53	81,33	40,77	50,13	90,73	47,80	9,27	2,33
							40,56	49,87				42,93
	SN371	Frontal	B5	3,83	0,23	45,49	23,37	51,38	93,41	48,43	6,59	2,95
							22,11	48,62				44,98
		Sutura sagital	D5 (i)	4,47	0,20	76,86	40,09	52,17	89,15	45,96	10,85	6,20
								36,76		47,83		
			D5 (d)	4,76	0,22	49,77	25,52	51,28	88,77	47,23	11,23	4,05
								24,25		48,72		
		D5 (total)	4,57	0,25	126,63			89,00				
		Occipital (d)	G9	3,39	0,19	36,39	18,62	51,17	98,36	50,44	1,64	0,73
							17,77	48,83				47,93
	SN595	Frontal	B5	4,24	0,20	71,41	36,33	50,88	59,20	30,74	40,80	20,13
							35,08	49,12				28,46
		Parietal (d)	D3	4,47	0,27	76,28	38,14	48,93	56,25	31,52	43,75	17,41
							39,82	51,07				24,73
		Occipital	F5	7,14	1,71	127,95	64,84	50,67	52,23	28,60	47,77	22,08
							63,11	49,33				23,63
SN513	Frontal (d)	B7	4,21	0,25	56,72	29,33	51,72	70,57	34,05	29,43	17,66	
						27,38	48,28				36,52	11,77
	Parietal (d)	D7	3,18	0,29	51,17	26,32	51,43	74,17	38,32	25,83	13,11	
						24,85	48,57				35,84	12,73
	Occipital (d)	F7	3,60	0,39	65,56	33,73	51,45	83,29	47,64	16,71	3,81	
						31,83	48,55				35,65	12,90
SN142	Frontal (d)	B7	3,31	0,16	66,98	33,95	50,69	90,39	45,26	9,61	5,43	
						33,03	49,31				45,13	4,18
	Parietal (i)	D3	4,51	0,36	79,10	40,98	51,81	67,87	37,11	32,13	14,70	
						38,11	47,38				30,76	17,43
	Occipital (i)	F3	5,65	0,64	109,04	55,70	51,08	72,98	42,65	27,02	8,43	
						53,34	48,92				30,33	18,59
Adulto joven	SN136	Frontal (d)	B7	3,99	0,18	73,31	36,83	50,24	76,11	40,33	23,89	9,91
							36,48	49,76				35,78
		Parietal (i)	D3	3,19	0,34	48,87	24,43	49,99	93,82	46,31	6,18	3,68
							24,44	50,01				47,51
	Occipital (d)	G9	3,29	0,26	63,94	32,56	50,92	86,97	43,19	13,03	7,73	
						31,38	49,08				43,78	5,30
	MC2296	Parital (i)	CD5	5,38	0,32	97,71	48,90	50,05	87,27	46,53	12,73	3,51
					48,81	49,95		40,74		9,22		

Anexo 6C

Datos histomorfológicos de la compartimentalización los 12 húmeros de San Nicolás (SN). Área mineralizada MA (%); vascularización VASC (%); cavidad medular CM (%).

	Individuo	Hueso (lado)	Area sección (mm ²)	Area Mineralizada	No mineralizado	
				MA (%)	VASC (%)	CM (%)
Infantil	SN102	Húmero	59,59	41,97	3,06	54,97
	SN615	Húmero	83,49	40,77	8,34	50,89
Niñez	SN174	Húmero	96,98	57,62	4,41	37,97
Juvenil	SN256	Húmero	100,26	60,47	0,98	38,55
	SN442	Húmero	135,29	67,25	2,18	30,57
	SN248.1	Húmero	111,49	70,57	2,49	26,94
Adolescente	SN299	Húmero	174,84	65,21	2,57	32,22
	SN371	Húmero	190,71	60,48	1,52	38,00
	SN595	Húmero	110,36	59,04	2,24	38,72
	SN513	Húmero	191,50	64,88	2,39	32,73
	SN142	Húmero	162,38	69,40	2,46	28,14
Adulto Joven	SN136	Húmero	182,51	70,60	5,09	24,31



Capítulo 11

AGRADECIMIENTOS

11. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, me gustaría dar las gracias a mi director de tesis, el Dr. Oscar Cambra Moo, por su confianza, disposición, ayuda y paciencia (muchacha). Por comprender que mi ritmo de trabajo académico era cuan menos atípico y aconsejarme siempre, durante toda mi formación e investigación para alcanzar los mejores resultados posibles. Quiero agradecer también a mi tutor, el Dr. Armando González Martín. Sus clases despertaron en mí la inquietud científica allá por 2005, al lanzar cuestiones al aire abriendo nuevos planteamientos y dimensiones para la comprensión de la ciencia. A los dos les tengo que agradecer haber aceptado la propuesta de comenzar a «cortar cráneos» y darme la libertad y confianza para empezar a explorar en esto de la paleohistología de los restos óseos.

Me gustaría también dar las gracias al Dr. Miguel Ángel Rodríguez Barbero por permitirnos colaborar y poner a nuestra disposición las instalaciones y materiales del Instituto de Cerámica y Vidrio del CSIC (iCV-CSIC). Estoy muy agradecida por su amabilidad y prestarme su ayuda siempre, permitiéndome robarle cinco minutos siempre que lo he necesitado. Sus consejos me han animado a mantenerme centrada en la meta y no perder la ilusión por el camino. Muchas gracias también por permitirme participar en dos proyectos de I+D+I (FUAM 099104 y FUAM 099105, financiados por el iCV-CSIC). También quiero agradecer a la Dr. María Canillas y al personal técnico del Instituto (Luque y Marisa) por su ayuda, supervisión y formación en las tareas y procedimientos del centro en la realización de las láminas delgadas, así como en el uso de herramientas específicas.

Quería agradecer también a la Dra. Rosa Barroso Bermejo y al grupo de investigación de Prehistoria reciente de la cuenca interior del Tajo (PRECYT) de la Universidad de Alcalá de Henares por permitirnos estudiar histológicamente el hueso asociado del dolmen del Portillo de las Cortes y por la confianza depositada en mí para la presentación de los resultados en el IV Congreso del Neolítico de la Península Ibérica.

Me gustaría agradecer al personal del Servicio de Tecnologías de la Información de la UAM, a Custodio Garrido, Charo Sanz y Soledad Maroñas, por la formación durante el programa de prácticas de la OPE y por contar conmigo cuando surgió la oportunidad de continuar en la unidad. Gracias por entender mi situación y darme la flexibilidad cuando necesitaba compaginar el trabajo con la investigación y la formación académica. Muchas

gracias a mis compañeros «causianos» y a la familia de la UTSI y de TI en general, especialmente a Antonio, Paloma, Juanma, Javier «el gaditano», Rubén, Carlinho y Sara, gracias por el compañerismo, por los desayunos y «golosazos», por el apoyo y por aguantarme siempre con una sonrisa.

Quiero agradecer también a Juanmi Villar y a la Oficina de Análisis y Planificación (anteriormente llamada de Análisis y Prospectiva) de la UAM, por acogerme como parte del programa de prácticas de la OPE. Apenas fueron tres meses, pero realmente aprendí mucho sobre la importancia del rigor de los números y de los procedimientos estadísticos e institucionales.

Gracias también a la Unidad de Cultura Científica de la UAM, por elegirnos a la «Brigada Huesillos» para realizar uno de los vídeos de jóvenes investigadores de la UAM y para participar en las jornadas del VIII Finde Científico. Fue una gran oportunidad mediante la cual divulgar nuestra forma de trabajo y una experiencia inolvidable. Gracias por vuestra profesionalidad.

Al Dr. Timothy G. Bromage (Tim) de la *University College of Dentistry* de Nueva York, por haberse enseñado algunos de los secretos de la paleohistología, por su pasión por la ciencia y su cercanía, y al Dr. Santiago Gómez de la Universidad de Cádiz. Gracias a ambos por toda la ayuda brindada en Nueva York y Princeton.

Me gustaría también dar las gracias a mis compañeras del Laboratorio de Poblaciones del Pasado (LAPP) y de la UAM. A la Dra. Josefina Rascón Pérez y al Dr. Manuel Campo por todo lo que me habéis enseñado. A María Molina, por ser una de las mejores compañeras y personas que puedes encontrar, siempre dispuesta a ayudar y estar ahí cuando necesitas un café o una tila doble. Gracias también a los de siempre, a los que continúan y a los que pasaron por el LAPP, a Luis, Manuel y a Nieves. A Daniel García, por ser un gran investigador y mejor persona. A Irene del Olmo quiero agradecer su ayuda en la reconstrucción de los cráneos, fueron muchas horas montando puzzles. A Danielle Doe, muchas gracias por su ayuda y colaboración en el estudio de los individuos adolescentes. A la Dra. Ana Herrero, por los ratos compartidos estudiando huesos al ritmo de *Uptown funk*.

A Mina, el pollo hermano, gracias por sus consejos y ayuda, por su amistad, por estar ahí siempre y por todo lo que vendrá. A Helder, muchas gracias por las confidencias y consejos, juntos nos hicimos más fuertes. A Marta Velasco, que siempre me ha apoyado

y aconsejado. Gracias también al resto de mis amigos, quienes desde la distancia siempre me han animado a cumplir mis metas, aunque no entendieran muy bien para que sirve esto de investigar huesos del pasado.

Quiero agradecer a mi aquelarre, a mis chicas de Madrid. Comenzamos juntas aprendiendo codo a codo lavando huesillos y cantando números de San Nicolás entre un mar de cajas en el almacén. Quiero agradecer a Julia Audiye Gil, por compartir penas y glorias, por ayudarme siempre. A Susana Zapata Osorio, por sus ánimos e ideas de diseño. A Carmen Nacarino Meneses, con ella empezó todo y siempre será mi mentora. Gracias por la ayuda y enseñanzas sobre la paleohistología. A Marta Lanseros Caballero, gracias por ayudarme a recuperar el rumbo cuando navegaba a la deriva. Por su raciocinio, su practicidad, sus consejos, por los tirones de oreja y por estar pendiente de mí. No hubiera sido capaz de llegar a puerto si no hubiera estado a mi lado estos últimos meses. No tengo pruebas, pero tampoco dudas. Gracias a todas también por todo lo que habéis aportado al diseño y correcciones del manuscrito final.

Por último, gracias a mi familia, a mi madre, a mi padre y mi a hermano quienes han confiado en mí siempre y han estado a mi lado en todo momento, aunque hubiera muchos kilómetros de distancia que nos separaran. Siempre han tenido más confianza en mí que yo misma. Sin ellos nada de esto habría sido posible. A mi tía Finita, por sus consejos racionales y emocionales y por enseñarme a encontrar el equilibrio entre el caos. Y a mis gatunos, a Quimera por los doce años que pasamos de ronroneos y a Simón, que llegó de improvisto en tiempos de pandemia. Realmente han sido mi ancla, quienes me han hecho poner los pies en tierra firme haciéndome recordar las cuestiones básicas y fundamentales de la vida.

Orosia García Gil

